
Н. Н. Иорданский
РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Н. Н. Иорданский

РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Пособие
для учителей



МОСКВА,
«ПРОСВЕЩЕНИЕ»,
1981

ББК 74.264.5
И75

Рецензенты: доктор геогр. наук, профессор В. В. Добровольский (МГПИ им. В. И. Ленина). Старший научный сотрудник ПИН АН СССР, кандидат биологических наук Б. А. Трофимов. Научный сотрудник ПИН АН СССР, кандидат биологических наук Н. Н. Каландадзе.

Иорданский Н. Н.

И75 Развитие жизни на Земле: Пособие для учителей.— М.: Просвещение, 1981. – 191 с., ил.

В книге прослежена эволюция органического мира в связи с изменениями условий жизни в геологической истории Земли. Основное внимание уделено эволюции животного мира, особенно позвоночных животных.

И $\frac{60501-376}{103(03)-81}$ 175–80 4306011000

ББК 74.264.5
57.022

ПРЕДИСЛОВИЕ

О развитии жизни на Земле написано немало книг, от институтских учебников палеонтологии, исторической геологии, зоологии и ботаники и соответствующих научных монографий до различных научно-популярных изданий. Однако за последние 10—15 лет в отечественной литературе по данной проблеме наметился некоторый пробел в области, так сказать, среднего звена: практически отсутствуют книги, в которых развитие жизни освещалось бы достаточно полно и разносторонне, но в то же время компактно и на уровне, не требующем значительных специальных знаний и доступном более широкому кругу читателей. Такая книга могла бы послужить пособием для учителей средней школы, а также для студентов тех институтов и факультетов, где эволюция организмов изучается в рамках общих курсов зоологии, ботаники или общей биологии.

Предлагаемая книга предназначена в какой-то мере восполнить указанный пробел. Ее ограниченный объем не позволяет в равной степени осветить все сложные и разнообразные аспекты развития жизни. Будучи зоологом, автор основное внимание уделил эволюции животного мира, в первую очередь позвоночных животных, поскольку эти последние в целом ряде отношений имеют особое значение: их эволюция изучена наиболее подробно; ископаемые остатки скелетов позвоночных позволяют восстанавливать внутреннее строение вымерших позвоночных более полно, чем у представителей других групп животных; общие закономерности филогенеза были сформулированы в значительной степени именно на основе изучения эволюции позвоночных; наконец, филогенез одной из групп позвоночных привел к возникновению человека.

Помимо описания общей картины развития жизни, с воссозданием облика фауны и флоры в последовательных периодах истории Земли, автором сделана попытка представить обзор филогенеза основных групп животных и рассмотреть некоторые общебиологические проблемы (происхождение эукариот, возникновение многоклеточных организмов, явления массового вымирания и др.).

Обсуждение общих вопросов эволюционной теории выходит далеко за рамки данной работы, и механизмы, формы и закономерности эволюционного процесса здесь специально не рассматривались. Однако автор счел необходимым затронуть некоторые проблемы теории эволюции, непосредственно связанные с обсуждаемым материалом (основные направления эволюционного процесса, морфофизиологический прогресс, преадаптация, инадаптивная эволюция, параллельная эволюция и некоторые другие).

Характер издания, к сожалению, не позволяет привести полный список использованной литературы (включающей свыше 200 названий). Некоторые ссылки сделаны в подстрочных примечаниях, а в конце книги приведен краткий список основной использованной литературы.

В соответствии с общей направленностью книги в качестве иллюстраций использованы главным образом реконструкции внешнего облика вымерших организмов.

Автору приятно выразить искреннюю признательность профессору, доктору географических наук В. В. Добровольскому, старшему научному сотруднику, кандидату биологических наук Б. А. Трофимову и кандидату биологических наук Н. Н. Каландадзе за прочтение рукописи, доброжелательную критику и ценные советы.

Эволюционное развитие организмов исследуется целым рядом наук, рассматривающих разные аспекты этой фундаментальной проблемы естествознания.

Ископаемые остатки животных и растений, существовавших на Земле в прошедшие геологические эпохи, изучает палеонтология, которую следует поставить на первое место среди наук, непосредственно связанных с исследованием эволюции органического мира. Основоположником палеонтологии считают великого французского ученого Ж. Кювье (1769—1832), первым приступившего к систематическим исследованиям вымерших организмов. Однако при этом сам Кювье был активным противником идеи эволюции органического мира.

Эволюционный характер палеонтология приобрела уже после выхода в свет в 1859 г. «Происхождения видов» — гениального труда Ч. Дарвина (1809—1882), который произвел глубокий переворот во всем естествознании. Дарвин впервые доказал (а не постулировал, как его предшественники Ж. Б. Ламарк, Э. Жоффруа Сент-Илер и др.) реальность эволюции организмов и в своей теории естественного отбора вскрыл причины и механизмы эволюционного процесса.

Создание эволюционной палеонтологии связано с деятельностью замечательного русского ученого В. О. Ковалевского (1842—1883), который заложил основы методов филогенетических исследований и установил ряд важных закономерностей макроэволюции. Существенный вклад в разработку эволюционной палеонтологии внесли труды австрийских исследователей М. Неймайра (1845—1890) и О. Абеля (1875—1940), бельгийского ученого Л. Долло (1857—1931), русских палеонтологов и геологов А. П. Карпинского (1847—1936) и А. А. Борисяка (1872—1944), американского палеонтолога Г. Осборна (1857—1935) и целого ряда других исследователей [1].

Изучая остатки древних форм и сопоставляя их с ныне живущими организмами, палентологи реконструируют облик, образ жизни и родственные связи вымерших животных и растений, определяют время их существования и на этой основе воссоздают филогенез — историческую преемственность разных групп организмов, их эволюционную историю.

Однако в решении этих сложных проблем палеонтология должна опираться на данные и выводы многих других наук, относящихся к кругу биологических, геологических и географических дисциплин (сама палеонтология, изучая ископаемые остатки организмов, находится как бы на стыке биологии и геологии). Для понимания условий жизни древних организмов, определения времени их существования и закономерностей перехода их остатков в ископаемое состояние палеонтология использует данные таких наук, как историческая гео-

[1] Подробный обзор истории палеонтологии можно найти в книгах А. А. Борисяка и Л. Ш. Давиташвили (см. список литературы в конце книги).

логия, стратиграфия, палеогеография, палеоклиматология и др. С другой стороны, для анализа строения, физиологии, образа жизни и эволюции вымерших форм необходимо опираться на детальное знание соответствующих сторон организации и биологии ныне существующих организмов. Такое знание дают прежде всего работы в области сравнительной анатомии — науки, также берущей начало в трудах Ж. Кювье. Одной из основных задач сравнительной анатомии является установление гомологии органов и структур у разных видов. Под гомологией понимается сходство, основанное на родстве; наличие гомологичных органов доказывает прямые родственные связи обладающих ими организмов (как предков и потомков или как потомков общих предков). Гомологичные органы состоят из сходных элементов, развиваются из сходных эмбриональных зачатков и занимают сходное положение в организме. Понятие гомологии было впервые введено Э. Жоффруа Сент-Илером (1772—1849), хотя Сент-Илер использовал для его обозначения другой термин, и разработано далее Р. Оуэном (1804—1892) и К. Гегенбауром (1826—1903).

Развивающаяся ныне функциональная анатомия, а также сравнительная физиология дают возможность подойти к пониманию функционирования органов у вымерших животных. В анализе строения, жизнедеятельности и условий существования вымерших организмов ученые опираются на принцип актуализма, выдвинутый геологом Д. Геттоном (1726—1797) и глубоко разработанный одним из крупнейших геологов XIX в. — Ч. Лайелем (1797—1875). Согласно принципу актуализма, закономерности и взаимосвязи, наблюдаемые в явлениях и объектах неорганического и органического мира в наше время, действовали и в прошлом (а отсюда «настоящее есть ключ к познанию прошлого»). Конечно, этот принцип является допущением, но, вероятно, он верен в большинстве случаев (хотя всегда нужно принимать во внимание возможность какого-то своеобразия в протекании тех или иных процессов в прошлом по сравнению с современностью).

Палеонтологическая летопись, представленная ископаемыми остатками вымерших организмов, имеет пробелы, иногда очень крупные, обусловленные специфичностью условий захоронения остатков организмов и крайней редкостью совпадения всех необходимых для этого факторов (подробнее см. ниже). Для воссоздания филогенеза организмов во всей полноте, для реконструкции многочисленных «недостающих звеньев» на родословном древе (графическом изображении филогенеза) чисто палеонтологические данные и методы оказываются во многих случаях недостаточными. Здесь приходит на помощь так называемый метод тройного параллелизма, введенный в науку известным немецким ученым Э. Геккелем (1834—1919) и основанный на сопоставлении палеонтологических, сравнительно-анатомических и эмбриологических данных. Геккель исходил из сформулированного им «основного биогенетического закона», гласящего, что онтогенез (индивидуальное развитие организма) есть сжатое и сокращенное повторение филогенеза. Следовательно, изучение индивидуального

развития современных организмов позволяет в какой-то мере судить о ходе эволюционных преобразований их далеких предков, в том числе и не сохранившихся в палеонтологической летописи.

Позднее А. Н. Северцов (1866—1936) в своей теории филэмбриогенезов показал, что соотношение онтогенеза и филогенеза гораздо сложнее, чем считал Э. Геккель. В действительности не филогенез творит индивидуальное развитие (новые эволюционные приобретения удлиняют онтогенез, прибавляя новые стадии), как полагал Геккель, а, наоборот, наследственные изменения хода онтогенеза приводят к эволюционным перестройкам («филогенез есть эволюция онтогенеза»). Лишь в некоторых частных случаях, когда эволюционная перестройка какого-либо органа происходит посредством изменения поздних стадий его индивидуального развития, т. е. новые признаки формируются в конце онтогенеза (такой способ эволюционной перестройки онтогенеза Северцов назвал анаболией), действительно наблюдается такое соотношение между онтогенезом и филогенезом, которое описывается биогенетическим законом Геккеля. Только в этих случаях можно привлекать эмбриологические данные для анализа филогенеза. Сам А. Н. Северцов дал интересные примеры реконструкции гипотетических «недостающих звеньев» в филогенетическом древе.

Изучение онтогенезов современных организмов имеет еще и другое, не менее важное для анализа хода филогенеза значение: оно позволяет выяснить, какие изменения онтогенеза, «творящие эволюцию», возможны, а какие — нет, что дает ключ к пониманию конкретных эволюционных перестроек.

Для понимания сущности эволюционного процесса, для причинного анализа хода филогенеза самое первостепенное значение имеют выводы эволюционистики — науки, называемой также теорией эволюции или дарвинизмом, по имени великого создателя теории естественного отбора Ч. Дарвина. Эволюционистика, изучающая сущность, механизмы, общие закономерности и направления эволюционного процесса, является теоретической базой всей современной биологии. По сути дела, эволюция организмов представляет собой форму существования живой материи во времени, и все современные проявления жизни, на любом уровне организации живой материи, могут быть поняты лишь с учетом эволюционной предыстории. Тем в большей мере важны основные положения теории эволюции для изучения филогенеза организмов.

Перечисленные нами науки отнюдь не исчерпывают перечень научных дисциплин, причастных к изучению и анализу развития жизни на Земле в прошедшие геологические эпохи. Для понимания видовой принадлежности ископаемых остатков и преобразований видов организмов во времени чрезвычайно важны выводы систематики; для анализа смены фаун и флор в геологическом прошлом — данные биогеографии. Особое место занимают вопросы происхождения человека и эволюции его ближайших предков, имеющей некоторые специфические особенности по сравнению с эволюцией других высших животных, благодаря развитию трудовой деятельности и социальности.

Эти вопросы исследуются антропологией. Весь круг наук, изучающих эволюционную историю, — филогенез организмов — иногда рассматривают как комплексную научную дисциплину, которую называют филогенетикой.

Таким образом, проблема эволюции жизни на Земле чрезвычайно многопланова и включает целый ряд более частных проблем: конкретный ход филогенеза различных групп организмов, вымирание отдельных видов и их сообществ (биоценозов), связь филогенетических процессов с изменениями условий жизни в геологической истории Земли, общие закономерности филогенеза и ряд других. Краткому рассмотрению этих основных проблем и будет посвящена данная книга. Вначале будут разобраны некоторые общие вопросы, связанные с масштабами геологического времени, закономерности захоронения остатков организмов и их превращения в окаменелости, а также основные методы изучения ископаемых организмов. В последующих главах рассматриваются основные этапы развития жизни на Земле. Заключительные разделы будут посвящены происхождению человека и общим закономерностям эволюционного процесса.

ГЛАВА 1. ГЕОХРОНОЛОГИЯ, ИСКОПАЕМЫЕ ОСТАТКИ ОРГАНИЗМОВ И МЕТОДЫ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

Прежде чем мы приступим к рассмотрению последовательных этапов эволюции органического мира, необходимо хотя бы вкратце остановиться на том, что же представляют собой палеонтологические документы—ископаемые остатки организмов, как и почему они образуются и как исследуются учеными. Кроме того, нам нужно отчетливо представить себе масштабы геологического времени, т. е. те сроки, в которые реально происходит эволюция организмов. Разбору этих вопросов и будет посвящена данная глава.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ ДОКУМЕНТОВ

Сохранение ископаемых остатков организмов, живших в далекие геологические эпохи, представляет собой крайне редкое, но все же закономерное явление. Невозможно сказать с определенностью, какая доля от общего числа организмов, обитавших на Земле в каждую конкретную эпоху, после своей гибели захороняется таким образом, чтобы в течение десятков и сотен миллионов лет сохраняться в виде ископаемых остатков, но доля эта чрезвычайно мала. Однако, если учесть высокую численность особей многих видов, помноженную на миллионы лет их истории и на число видов организмов, обитающих на Земле в каждый данный момент, становится очевидным, что даже незначительная вероятность сохранения ископаемых остатков должна реализоваться как статистическая закономерность. В ре-

зультате каждая эпоха оставляет свой след в палеонтологической летописи.

Закономерности захоронения организмов и сохранения их остатков в ископаемом состоянии изучаются особым разделом палеонтологии, который был назван известным советским палеонтологом И. А. Ефремовым тафономией.

Наиболее часто в ископаемом состоянии сохраняются остатки организмов, погребенные в осадках на дне водоемов. В воде каждого водоема — моря, реки или озера — постоянно находятся во взвешенном состоянии различные частицы неорганического и органического происхождения. Они попадают в воду при размыве берегов, смываются с поверхности суши дождевыми потоками, оседают на поверхность воды из воздуха. Взвешенные в воде частицы под действием силы тяжести постепенно оседают на дно и накапливаются там в виде ила, песка или других осадков. Это происходит в спокойных участках водоемов, где отсутствует взмучивающее осадки сильное течение (в заводях, омутах, лагунах и т. п.). Попавшие в воду трупы животных или остатки растений раньше или позже также опускаются на дно водоема и заносятся осадками. Для того чтобы появился шанс для сохранения остатков организмов в ископаемом состоянии, необходимо особое (и редкое) сочетание ряда условий (скорость течения, характер осадков, химический режим водоема), при котором труп будет погребен в осадках раньше, чем произойдет значительное разложение его мягких тканей и органических веществ, входящих в состав его скелета.

Скелетные ткани животных состоят из неорганических и органи-

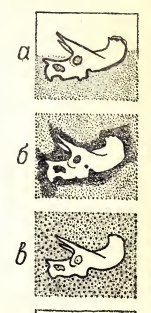


Рис. 1. Схема фоссилизации скелетных остатков (из Д. Хаксли):

а — череп на дне водоема заносится осадками; *б* — осадки уплотняются в твердую осадочную породу, органические (и отчасти неорганические) вещества костей замещаются минеральными солями; *в* — минерализованный череп во вмещающей породе; *г* — разрушение осадочной породы открывает фоссилизованный череп.

ческих веществ. При окаменении (фоссилизации) скелетных останков происходят сложные химические процессы, в ходе которых органические вещества постепенно разрушаются и замещаются неорганическими, осаждающимися из растворов, которые циркулируют в уплотняющихся осадках. Это могут быть кристаллы определенных минералов (известковый шпат, серный или медный колчедан, кварц, пирит и др.). Этот процесс называется минерализацией. Степень минерализации ископаемых костей может быть различной в зависимости от конкретных условий. Исходные неорганические вещества, входящие в состав скелета, также могут частично или полностью замещаться кристаллами различных минералов, причем это замещение происходит с сохранением первоначальной структуры скелетного образования, нередко вплоть до тонких ее деталей. Этот геохимический процесс получил название метасоматоз. Так скелетные элементы, не изменяя своей формы, перестраиваются химически и превращаются в своего рода каменные модели (псевдоморфозы), точно копирующие строение исходных образований (рис. 1). Мягкие ткани трупов животных обычно полностью разлагаются (из этого правила имеются очень редкие исключения, речь о которых пойдет ниже).

Из уплотняющихся под действием давления осадков на дне водоемов формируются осадочные горные породы, примером которых могут служить песчаники и сланцы. В них-то и могут быть заключены окаменевшие скелетные остатки вымерших организмов. Иногда последние столь обильны, что образуют основную массу осадочной породы. К таким породам, называемым органогенными, принадлежат прежде всего известняки, которые могут состоять из скелетных остатков иглокожих (морских лилий, морских ежей), раковин брахиопод и моллюсков, построек кораллов, раковинок одноклеточных фораминифер. Органогенной породой является также каменный уголь. Каменные и бурые угли образованы остатками растений, захоронявшимися в огромных количествах в обширных мелких заболоченных водоемах, связанных с морским побережьем (типа морских лагун или речных дельт). В таких водоемах разложению больших масс отмирающих растений препятствовал недостаток кислорода. На этой основе формировались торфяники, которые при повышениях уровня моря оказывались погребенными под морскими осадками. В условиях повышенного давления под толщей осадков торфяники переходят в ископаемое состояние, превращаясь в каменный уголь.

Нередко скелетное образование (например, раковина) само по себе не сохраняется, подвергаясь растворению, но на вмещающей породе остается отпечаток его наружной поверхности, а на породе, заполнившей полость раковины и образующей так называемое «внутреннее ядро» — отпечаток внутренней поверхности последней. Промежуток между двумя отпечатками (внутренним и наружным) может заполниться кристаллами какого-либо минерала, образующего псевдоморфозу исчезнувшей раковины.

В некоторых осадочных породах могут сохраняться отпечатки листьев растений, а в очень редких случаях — и мягкотелых, ли-

шенных скелета животных, подобных червям и даже медузам. Примером такого рода может служить знаменитая эдиакарская фауна. Это захоронение мягкотелых животных позднедокембрийского времени (см. ниже) возникло, вероятно, на краю пляжа, куда волны время от времени выбрасывали морских животных, тела которых быстро заносило тончайшим песком, сохранившим их отпечатки.

Относительно часто в осадочных породах встречаются куски окаменевших стволов деревьев (иногда целые стволы), представляющие собой псевдоморфозы ряда минералов (кварца, опала, бурого железняка и др.) по древесине. Известны целые окаменевшие леса — крупные скопления больших пней и нижней части стволов, сохранивших вертикальное положение.

НЕПОЛНОТА ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

Из сказанного выше вытекает несколько следствий, важных для понимания соотношений между доступными для изучения наборами ископаемых форм из различных местонахождений (ориктоценозами) и реально существовавшими в прошлом сообществами организмов (палеобиоценозами). В ориктоценозе исследователь имеет дело не с общностью совместно живших организмов, а с совокупностью погибших, объединенных общим местом захоронения. Конечно, в состав ориктоценоза могли попасть и организмы, действительно обитавшие совместно (входившие в один палеобиоценоз), но нет никакой гарантии, что в действительности они не жили в совершенно различных местах и объединились лишь в процессе захоронения (например, снесены течением реки в один омут). Из этого правила имеются исключения, но чаще ориктоценозы представляют искусственные объединения вымерших организмов, которые могли жить в разных местах и даже в разное время.

Вторым важным следствием рассмотренных закономерностей захоронения ископаемых остатков является представление о *выборочности* захоронения. Очевидно, в зависимости от особенностей строения и образа жизни различные виды имели совершенно разные шансы сохраниться в палеонтологической летописи. Преимущества в этом отношении получали, во-первых, виды, обитавшие в воде или около водоемов, во-вторых, виды, имевшие твердый скелет, в-третьих, виды, обладавшие достаточно высокой численностью. Захоронение ископаемых остатков вообще явление очень редкое, зависящее от случайного совпадения многих необходимых факторов, и, как всякий вероятностный процесс, проявляется как закономерность лишь при достаточно большой выборке.

Таким образом, неполнота палеонтологической летописи закономерна — в ней сохранилась лишь незначительная часть из числа видов, обитавших на Земле в разные геологические эпохи. Эта неполнота усугубляется еще и тем, что судьба уже фоссилизованных остатков организмов полна превратностей. Ископаемые остатки могут быть разрушены под действием самых различных причин. Вмещающая их

осадочная порода может подвергнуться метаморфизации — глубокому преобразованию, сопровождающемуся перекристаллизацией,— под действием высоких давлений и температур на большой глубине (известняки при этом превращаются в мраморы, песчаники — в кварциты, суглинки и супеси — в гнейсы и т. д.). При этом разрушаются почти все ископаемые остатки организмов. Такова судьба всех осадочных пород древнейших эпох, от которых поэтому сохранилось чрезвычайно мало палеонтологических данных.

Поверхностное расположение породы с ископаемыми остатками также может оказаться гибельным для последних: на поверхности горные породы подвергаются интенсивной переработке — выветриванию, или гипергенезу,— под действием перепадов температуры, проникновения атмосферных осадков, размыва и переноса потоками воды, активности различных организмов. Так, корни растений выделяют химические вещества, которые растворяют прилежащие участки породы. Все это приводит к разрушению ископаемых остатков, особенно быстрому, если они окажутся на самой поверхности. Вновь выйдя на свет после сотен миллионов лет пребывания в глубине горной породы, остатки вымерших организмов разрушатся чрезвычайно быстро, если не будут вовремя обнаружены и спасены палеонтологами.

РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ СОХРАНЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ ОРГАНИЗМОВ

Помимо рассмотренной нами основной формы захоронения остатков организмов в осадках на дне водоемов, имеются и некоторые другие, более редкие способы фоссилизации.

Кости позвоночных хорошей сохранности обнаруживают в асфальтовых «озерах», образующихся в результате просачивания нефти на поверхность. Животные, по-видимому, принимают эти «озера» за водоемы и погибают в них. Асфальт, пропитавший кости, обеспечивает их надежное сохранение. Пример местонахождения такого рода — асфальтовые «озера» в Ла-Бреа (Калифорния), из которых были добыты многочисленные остатки вымерших млекопитающих.

Известно сохранение ископаемых организмов и в озокерите (горный воск), происхождение которого также связано с нефтью. В 1907 г. в районе Богородчан (ныне Ивано-Франковская область) в горном воске был найден целый труп молодого шерстистого носорога.

Широко известно сохранение ископаемых остатков насекомых в янтаре, представляющем собой окаменевшую древесную смолу. В толще янтаря насекомое кажется полностью сохранившимся. Можно разглядеть членики его ножек, тонкие усики, ветвление жилок на крыльях. Однако в действительности тело насекомого полностью разложилось и остался лишь очень четкий отпечаток его наружной поверхности.

Сохранение фоссилизованных мягких тканей и органов животных представляет особую редкость. Здесь прежде всего нужно упо-

мянуть находки сохранившихся в замороженном состоянии трупов мамонта, шерстистого носорога и некоторых других животных — современников мамонта — в вечной мерзлоте. Эти животные обитали на Земле в геологически недавнее время — в течение последнего оледенения, закончившегося около 10 000 лет назад. Трупы животных, обитавших в приледниковой зоне, попадали иногда в трещины ледника или в водоемы типа речных стариц и болот, подстилавшиеся мощным слоем вечной мерзлоты — оледеневшего грунта, который сохранился до нашего времени на обширных территориях Сибири, Северной Европы и Северной Америки. В промерзшем грунте трупы мамонтов и других животных сохранялись, как в гигантском холодильнике, и ученые смогли в нескольких случаях детально исследовать их анатомию и даже получили точные сведения об их питании (по замороженному содержимому желудков).

Еще более редкий случай представляет мумификация трупов в условиях сухого и жаркого климата, подобного климату пустынь. В 1908 г. Ч. Штернбергом были найдены в Вайоминге псевдоморфозы нескольких мумий динозавров-траходонов, образованные мелкозернистым песчаником. По-видимому, животные погибли во время песчаной бури; их трупы были занесены сухим песком. После мумификации высохшие ткани были замещены песчаником в процессе метасоматоза.

СЛЕДЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ВЫМЕРШИХ ОРГАНИЗМОВ

Помимо остатков самих организмов, в ископаемом состоянии сохраняются и различные следы их жизнедеятельности, которые иногда могут дать ценную дополнительную информацию о времени существования и образе жизни оставивших их существ.

Наиболее известные ископаемые остатки такого рода — постройки различных рифообразующих организмов. Эти постройки образованы либо наружным скелетом колониальных животных (например, коралловые рифы, создаваемые колониальными кишечнополостными), либо отложениями минеральных солей, извлеченных из морской воды различными водорослями. Такие отложения накапливаются в местах произрастания водорослей в виде плотных масс известняка трубчатого или глобулярного строения (рис. 2), образуя так называемые строматолитовые рифы.

Многие морские животные (некоторые губки, морские ежи, моллюски) способны высверливать в скалах углубления, растворяя камень выделениями специальных желез или с помощью особого «сверлильного аппарата». В этих углублениях животные закрепляются и находят себе убежище. Моллюски-камнеточцы (например, морские финики Botula, Lithophaga и др.) могут проделывать в камне довольно длинные ходы. Эти полости в твердых камнях сохраняются как характерные ископаемые следы жизнедеятельности соответствующих животных.

Могут сохраниться в ископаемом состоянии и следы, оставленные конечностями наземных животных на мягком грунте и заполнившиеся затем осадками. Иногда такие ископаемые следы обнаруживаются на плитах окаменевших осадков, так сказать, с обратной стороны — как выпуклые образования, представляющие своего рода естественные слепки следов. По следам удается исследовать способы передвижения и походку вымерших животных.

Вообще следы жизнедеятельности вымерших организмов очень разнообразны. Упомянем еще следы зубов древних хищников на ископаемых раковинах и костях, фоссилизованные остатки пищи вну-

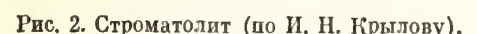
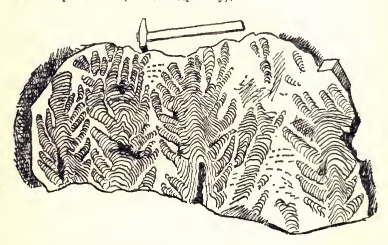


Рис. 2. Строматолит (по И. Н. Крылову).



три окаменевших скелетов животных, там, где когда-то находились органы пищеварения, окаменевшие экскременты (копролиты) с непереваренными остатками пищи, ископаемые норы. Относительно часто встречаются окаменевшие «коконы», в которых двоякодышащие рыбы пытались пережить засуху, зарывшись в ил на дне пересохшего водоема (как это делают и их современные потомки).

Мы не можем представить здесь исчерпывающий перечень разных форм фоссилизации остатков вымерших организмов и следов их жизнедеятельности, рассмотрим лишь основные формы, которые позволяют составить представление о характере палеонтологической летописи и ее документов.

В заключение этого раздела нужно отметить, что нередко действие самых различных неорганических факторов приводит к появлению «псевдоископаемых», т. е. таких объектов, которые внешне в большей или меньшей степени напоминают остатки вымерших организмов или следов их жизнедеятельности. Например, на стенках трещин в

мелкозернистых породах иногда наблюдаются черные ветвящиеся образования, напоминающие окаменевший мох. В действительности это особые формы кристаллизации оксидов марганца.

Иногда сходство псевдоископаемых с внешним обликом каких-либо организмов или их органов бывает настолько велико, что может ввести в заблуждение даже ученых. Особенно любопытна, пожалуй, находка «ископаемого человеческого мозга», обнаруженного в 1925 г. в карьере кирпичного завода в районе г. Одинцово Московской области. Этот «мозг», на котором были заметны не только основные отделы, но даже борозды и извилины коры больших полушарий, в действительности оказался кремневой конкрецией вокруг обломка коралла.

Отметим попутно, что внешнее строение головного мозга у вымерших позвоночных действительно удается иногда исследовать — на внутренних ядрах черепномозговой полости, воспроизводящих отпечаток ее внутренней поверхности, которая обращена к мозгу и у высших позвоночных (птиц и млекопитающих) тесно к нему прилегает. Слепок мозговой полости можно получить и искусственно, после удаления заполняющей ее породы. Изучению строения и эволюции головного мозга у вымерших животных посвящен особый раздел палеонтологии — палеоневрология [1].

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ОРГАНИЗМОВ

Обнаружив остатки ископаемых организмов в обнажении каких-либо осадочных горных пород, палеонтологи производят геологическое обследование и составляют точное описание обнажения, чтобы правильно построить план дальнейших раскопок и собрать данные для тафономического анализа, т. е. для изучения особенностей захоронения остатков организмов и условий формирования данного местонахождения ископаемых.

Обнаруженные ископаемые остатки тщательно собирают, не пренебрегая никакими осколками, так как они могут иметь огромную научную ценность. Части скелета, оставшиеся в породе, палеонтологи извлекают не сразу: ископаемые остатки часто очень хрупки, их препаровка требует много времени, терпения и специальных навыков. Поэтому никак нельзя рекомендовать любителям заниматься таким делом самостоятельно — обычно это приводит к непоправимой порче образцов. Долг каждого человека, обнаружившего какие-либо необычные ископаемые остатки, как можно скорее сообщить об этом ученым. Обычно скелет извлекают вместе с окружающим его участком породы — целым блоком (монолитом). Собственно препаровка идет уже в лаборатории. Она осуществляется разными методами, в зависимости от качества ископаемых остатков и твердости вмещающей породы. Хрупкие кости пропитывают специальным клеевым

[1] Более подробные сведения можно найти в книге Ю. А. Орлова «В мире древних животных» (М., 1968).

составом, придающим им прочность. Окружающую породу удаляют зубилами или с помощью струи сжатого воздуха (или углекислого газа) с добавлением корундового порошка. Внедряется препаровка с использованием ультразвуковых установок. В некоторых случаях замечательные результаты дает химическая препаровка с растворением вмещающей породы кислотами (в зависимости от качества породы применяют различные кислоты — уксусную, соляную, плавиковую и др.). Используют также камнерезные и шлифовальные станки, с помощью которых получают тонкие срезы и шлифы изучаемых образцов.

Для исследования объектов сложной формы, которые трудно выделить из вмещающей породы, иногда используют заимствованный из анатомии метод изготовления серии срезов с последующей графической реконструкцией. Кусок породы, заключающий в себе окаменелость, разрезают на ряд тонких параллельных срезов, на каждый из которых попадает какая-то часть изучаемого объекта. Затем все эти срезы фотографируют или зарисовывают в определенном масштабе и по серии изображений воссоздают и внешнюю форму, и детали внутренней структуры объекта.

Отпрепарированные образцы подвергаются детальному анатомическому изучению с использованием различных микроскопов, от слабоувеличивающих бинокулярных стереоскопических, позволяющих исследовать относительно крупные объекты, до электронных, обеспечивающих увеличение в несколько десятков тысяч раз.

Палеонтологические коллекции хранятся централизованно, в крупных музеях, известных ученым всего мира,— это важно, поскольку большинство палеонтологических находок уникально и должно быть доступно для исследования ученым разных стран. В СССР крупнейшие палеонтологические музеи находятся в Москве и Ленинграде; палеонтологические экспозиции имеются также в природоведческих и краеведческих музеях ряда других городов.

МАСШТАБЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕМЕНИ

Изучая эволюцию организмов, необходимо иметь представление о ее ходе во времени, о продолжительности тех или иных ее этапов.

Историческая последовательность образования осадочных пород, т. е. их *относительный возраст*, в данном районе устанавливается сравнительно просто: породы, возникшие позднее, отлагались поверх более ранних пластов. Соответствие относительного возраста пластов осадочных пород в разных регионах можно определить, сопоставляя сохранившиеся в них ископаемые организмы (палеонтологический метод, основы которого были заложены в конце XVIII — начале XIX в. работами английского геолога У. Смита). Обычно среди ископаемых организмов, характерных для каждой эпохи, удается выделить несколько наиболее обычных, многочисленных и широко распространенных видов; такие виды получили название ру-

ководящих ископаемых. По их наличию и устанавливают примерную одновременность образования сравниваемых пластов осадочных пород.

Как правило, *абсолютный возраст* осадочных пород, т. е. промежуток времени, прошедший со времени их образования, непосредственно установить нельзя. Информация для определения абсолютного возраста содержится в изверженных (вулканических) породах, которые возникают из остывающей магмы. При различных проявлениях тектонической активности жидкая магма может прорвать кору и, постепенно остывая, кристаллизуется поверх осадочных пород (при вулканическом излиянии на поверхность) или в глубине их толщи (при интрузии — вторжении магмы, не достигающем поверхности коры). Абсолютный возраст изверженных пород можно определить по содержанию в них радиоактивных элементов и продуктов их распада. Радиоактивный распад начинается в изверженных породах с момента их кристаллизации из расплавов магмы и продолжается с постоянной скоростью до тех пор, пока все запасы радиоактивных элементов не будут исчерпаны. Поэтому, определив содержание в горной породе того или иного радиоактивного элемента и продуктов его распада и зная скорость распада, можно достаточно точно (с возможностью ошибки около 5%) вычислить абсолютный возраст данной изверженной породы.

Для осадочных пород приходится принимать приблизительный возраст по отношению к абсолютному возрасту слоев вулканических пород.

Длительное и кропотливое изучение относительного и абсолютного возраста горных пород в разных регионах земного шара, потребовавшее напряженной работы нескольких поколений геологов и палеонтологов, позволило наметить основные вехи геологической истории Земли. Для удобства история Земли разделена на крупные временные промежутки, называемые *геологическими эрами*; эры (за исключением наиболее древних) разделены на меньшие промежутки — *геологические периоды*; периоды, в свою очередь, на *геологические эпохи* (см. таблицу на с. 18). Границы между этими подразделениями соответствуют разного рода изменениям геологического и биологического (палеонтологического) характера. Это могут быть изменения режима осадконакопления в водоемах, приводящие к формированию иных типов осадочных пород, усиление вулканизма и горообразовательные процессы, вторжение моря (морская трансгрессия) благодаря опусканию значительных участков континентальной коры или повышению уровня океана, существенные изменения фауны и флоры. Поскольку подобные события происходили в истории Земли нерегулярно, продолжительность различных эпох, периодов и эр различна. Обращает на себя внимание огромная длительность древнейших геологических эр (археозойской и протерозойской), которые к тому же не разделены на меньшие временные промежутки (во всяком случае, нет еще общепринятого подразделения). Это обусловлено в первую очередь самим фактором времени — древностью отложений археозоя и протерозоя, подвергшихся за свою длительную историю зна-

Основные подразделения геологической истории Земли, их абсолютный возраст и продолжительность (в млн. лет)

Геологические эры	Геологические периоды	Геологические эпохи	Абсолютный возраст	Продолжительность
Кайнозойская	Четвертичный	Голоцен (совр.)	0,02	0,02
		Плейстоцен	1,5±0,5	1,5—2
	Неогеновый	Плиоцен	12±1	10
		Миоцен	26±1	15—17
	Палеогеновый	Олигоцен	37±2	11—13
		Эоцен	60±2	19—20
		Палеоцен	67±3	9—10
Мезозойская	Меловой	Позднемеловая	110±3	46—48
		Раннемеловая	137±5	22—24
	Юрский	Позднеюрская	170±5	35—40
		Среднеюрская и раннеюрская	195±5	15—20
	Триасовый	Позднетриасовая	205±5	10—15
		Среднетриасовая и раннетриасовая	230±10	20—25
Палеозойская	Пермский	Позднепермская и среднепермская	260±10	30—35
		Раннепермская	285±10	20—25
	Каменноугольный (карбон)	Позднекаменноугольная и среднекаменноугольная	310±10	25—30
		Раннекаменноугольная	350±10	35—40
	Девонский	Позднедевонская	365±10	15—20
		Среднедевонская	385±10	15—20
		Раннедевонская	405±10	15—20
	Силурийский	Позднесилурийская и раннесилурийская	440±10	35—45

Продолжение

Геологические эры	Геологические периоды	Геологические эпохи	Абсолютный возраст	Продолжительность
	Ордовикский	Позднеордовикская, среднеордовикская, раннеордовикская	500 ± 15	45—65
	Кембрийский	Позднекембрийская	530 ± 15	25—30
		Среднекембрийская и раннекембрийская	570 ± 15	40—50
Протерозойская	Поздний протерозой (рифей)	Венд	650 ± 50	80—120
		Поздний рифей	950 ± 50	250—350
		Средний рифей	1350 ± 50	350—450
		Ранний рифей	1600 ± 50	200—300
	Ранний протерозой		2600 ± 100	900—1100
Археозойская			более 4000	более 1400

Примечание. Подразделения протерозойской эры не соответствуют по своему рангу и продолжительности периодам и эпохам эр фанерозоя.

чительному метаморфизму и разрушению, стершим существовавшие когда-то вехи развития Земли и жизни (чем моложе горная порода, тем в среднем больше в ней ископаемых остатков). Отложения археозойской и протерозойской эр содержат чрезвычайно мало ископаемых остатков организмов; по этому признаку археозой и протерозой объединяют под названием «криптозой» (этап скрытой жизни), противопоставляя объединению трех последующих эр — «фанерозою» (этап явной, наблюдаемой жизни).

Возраст Земли определяется различными учеными по-разному; можно указать приближенную цифру 5 млрд. лет. Древнейшие известные на Земле горные породы имеют возраст не менее 4 млрд. лет.

ГЛАВА 2. РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В КРИПТОЗОЕ

Эры, относящиеся к криптозою, — археозойская и протерозойская—вместе продолжались более 3,4 млрд. лет; три эры фанерозоя — 570 млн. лет, т. е. криптозой составляет не менее $\frac{7}{8}$ всей геологической истории. Однако, как мы упоминали в предыдущей главе, в отложениях криптозоя сохранилось чрезвычайно мало ископаемых остатков организмов, поэтому наши представления о первых этапах развития жизни в течение этих огромных промежутков времени в значительной степени гипотетичны.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О РАЗВИТИИ ЖИЗНИ В КРИПТОЗОЕ

Мы начнем с рассмотрения имеющихся палеонтологических документов.

Древнейшие остатки организмов были найдены в кремнистых сланцах системы Свазиленд (серии Онвервахт и Фиг-Три), в районе Барбертона (Восточный Трансвааль). Сланцевые пояса системы Свазиленд представляют собой древнейший комплекс осадочных пород, относительно мало затронутых метаморфизмом. Изверженные породы образуют мощные толщи в составе серии Онвервахт, а также в верхней и нижней части более молодой серии Фиг-Три. Абсолютный возраст системы Свазиленд составляет 3,1—3,3 млрд. лет.

По данным Д. Шопфа, Э. Баргхорна, Б. и Л. Нэджи (1967—1974), в кремнистых сланцах Онвервахта и Фиг-Три встречаются различные микроскопические структуры, которые

рассматриваются этими учеными как ископаемые остатки одноклеточных сине-зеленых водорослей (Archaeosphaeroides barbertonensis) и бактерий (Eobacterium isolatum). Первые имеют сфероидную форму диаметром 17—20 мкм, вторые — палочковидную длиной 0,5—0,7 мкм и толщиной 0,2—0,3 мкм. Отмечены также нитчатые формы длиной до 100 мкм, напоминающие нитчатые сине-зеленые водоросли. Тонкими геохимическими методами показано наличие в осадочных породах, вмещающих эти ископаемые остатки, ряда органических веществ, которые, судя по содержанию в них разных изотопов углерода, могут иметь биогенное происхождение (т. е. возникли из веществ, входивших в состав организмов) и представляют собой молекулярные ископаемые. Это некоторые углеводороды, в том числе изопреноидные алканы фитан и пристан (последние могут быть производными хлорофилла, что указывает на возможность существования фотосинтезирующих организмов уже 3,2 млрд. лет назад), а также ряд аминокислот.

Необходимо отметить, что принадлежность указанных остатков из системы Свазиленд к ископаемым организмам не может пока считаться вполне доказанной. Некоторые ученые полагают, что это псевдоископаемые, образовавшиеся абиогенным путем (включая и молекулярные ископаемые, которые, например, могли возникнуть под действием ультрафиолетового облучения из тиоцианата аммония NH_4SCN, присутствующего в вулканических газах). Структурно ископаемые остатки из Трансвааля очень просты, поэтому пока нет оснований утверждать, что эти образования не могли возникнуть абиогенно.

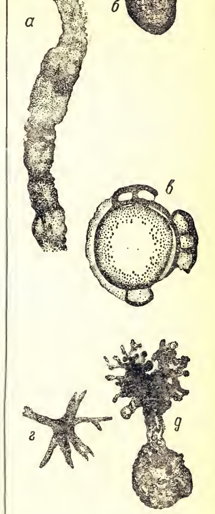


Рис. 3. Ископаемые остатки организмов из формации Ганфлинт (по материалам Э. Баргхоорна, П. Клауда, С. Тайлера, Г. Лайкери):

а — Gunflintia; *б* — Huroniospora; *в* — Eosphaera; *г* — Eoastrion; *д* — Kakabekia.

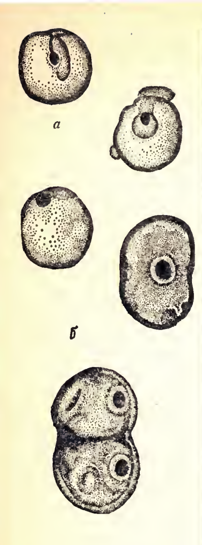


Рис. 4. Ископаемые остатки организмов из формации Биттер-Спрингс (по Д. Шопфу):

а — Caryosphaeroides pristina; б — Glenobotrydion aenigmaticus.

Однако в осадочных толщах Родезии (серия Булавайо), имеющих возраст 2,9—3,2 млрд. лет (т. е. геологически ненамного моложе, чем породы серии Свазиленд), обнаружены древнейшие строматолиты — следы жизнедеятельности водорослей (вероятно, сине-зеленых). Если бы даже свазилендские остатки оказались псевдоископаемыми, эти строматолиты убедительно свидетельствуют, что около 3 млрд. лет назад на Земле уже существовали фотосинтезирующие организмы — водоросли. Очевидно, появление жизни на Земле должно было произойти значительно раньше,— может быть, 3,5—4 млрд. лет назад.

В отложениях среднего криптозоя (возраст 2,5—1,7 млрд. лет) ископаемых остатков организмов несколько больше, а главное — их природа не вызывает таких сомнений, как в случае древнейших микроископаемых из Свазиленда. Наиболее известна среднепротерозойская флора, остатки которой были обнаружены в Канаде — в кремнистых сланцах формации Ганфлинт на северном берегу озера Верхнего. Возраст этих отложений составляет около 1,9 млрд. лет. В строматолитовых кремнистых породах здесь встречаются ископаемые остатки довольно разнообразных микроорганизмов (рис. 3). Обычны нитчатые формы длиной до нескольких сотен микрометров и толщиной 0,6—16 мкм, имеющие различное строение: простые и ветвистые, нечленистые и разделенные по длине на сегменты (клетки?), причем последние могут быть разной формы — округлые и удлиненные. Строение некоторых нитевидных организмов (Gunflintia), по мнению Э. Баргхоорна (1971), напоминает таковое современных сине-зеленых водорослей, другие же сходны с железобактерия-

ми. Имеются и одноклеточные микроорганизмы диаметром 1—16 мкм, также различного строения, от простых, округлых, снабженных толстой оболочкой Huroniospora до сложных, причудливой формы Eoastrion и Kakabekia. В породах системы Ганфлинт обнаружены и молекулярные ископаемые — органические вещества, подобные найденным в более древней формации Свазиленд.

В осадочных породах, образовавшихся в промежутке времени между 2 и 1 млрд. лет назад, часто встречаются строматолиты, что говорит о широком распространении и активной фотосинтезирующей и рифостроительной деятельности сине-зеленых водорослей в этот период [1].

Следующий важнейший рубеж в эволюции жизни документируется рядом находок ископаемых остатков в отложениях, имеющих возраст 0,9—1,3 млрд. лет. Среди них наиболее известна ископаемая флора, обнаруженная в углистых кремнистых сланцах формации Биттер-Спрингс (возраст 0,9 млрд. лет) в Центральной Австралии. Помимо одноклеточных и нитчатых форм сине-зеленых водорослей (которые, по мнению Д. Шопфа, уже относятся к семействам, существующим и в настоящее время), здесь найдены прекрасной сохранности остатки одноклеточных организмов размером 8—12 мкм, в которых удалось различить внутриклеточную структуру, похожую на ядро (рис. 4); обнаружены также стадии деления одного из видов этих одноклеточных организмов (Glenobotrydion aenigmaticus), напоминающие стадии митоза — способа деления эукариотических (т. е. имеющих ядро) клеток. Сходные ископаемые остатки содержащих ядро клеток и стадий митоза были найдены также в доломитах местонахождения Бек-Спрингс в Калифорнии, имеющих возраст 1,3 млрд. лет, на реках Мироедихе (Туруханский район) и Мае (юго-восток Якутии) в отложениях возрастом 0,9—1 млрд. лет (Г. Лайкэрп, Б. Троксел, 1973; Б. В. Тимофеев, Т. Н. Герман, 1974).

Если интерпретация описанных ископаемых остатков правильна, это означает, что около 1,6—1,35 млрд. лет назад эволюция организмов прошла важнейший рубеж — был достигнут уровень организации эукариот (Б. С. Соколов, 1972, 1975). Различия прокариот (не имеющих клеточного ядра низших организмов — сине-зеленых водорослей и бактерий) и эукариот, к которым относятся все остальные группы растений и животных, будут рассмотрены в следующем разделе этой главы.

Д. Шопф (1970) считает, что остатки различных эукариот из Биттер-Спрингс и других местонахождений того же возраста принадлежат к разным типам низших растений: зеленых, бурых и красных водорослей, а также, возможно, грибов.

Следует оговориться, что С. Френсис, Л. Маргулис и Э. Баргхоорн (1976) подвергают сомнению надежность выводов о принадлежности различных докембрийских микроископаемых к эукариотам. В экспе-

---

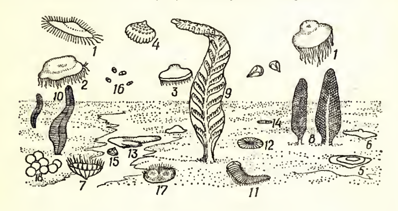
[1] Подробнее см. в кн.: Крылов И. Н. На заре жизни. М., 1972; Вологдин А. Г. Земля и жизнь. 2-е изд. М., 1976.

риментах этих авторов по искусственному окремнению различных организмов (с получением искусственных микроископаемых) оказалось, что темные пятна, принимавшиеся за остатки ядра, и другие «признаки эукариотности» могут быть получены и при окремнении клеток прокариот.

Обращает на себя внимание отсутствие ископаемых остатков животных в отложениях большей части криптозоя. Остатки некоторых одноклеточных простейших (радиолярий и, может быть, фораминифер) и ряда групп многоклеточных животных появляются лишь в вендских отложениях. Это может быть связано и с более поздним возник-

Рис. 5. Реконструкция фауны Эдиакары (по М. Глессперу и М. Уэйду):

1—10 — кишечнополостные (?) · (*1* — Ediacara; *2* — Beltanella; *3* — Medusinites; *4* — Mawsonites; *5—6*—Cyclomedusa; *7* — Conomedusites; *8* — Rangea; *9* — Arborea; *10* — Pteridinium); *11 — 14* — плоские и кольчатые черви (?) (*11* — Spriggina; *12—14* — Dickinsonia); *15—16* — членистоногие (?) (*15* — Parvancorina; *16* — Praecambridium); *17* — иглокожее (?) Tribrachidium; *18* — шарообразные студенистые организмы.



новением животных (ответвившихся, вероятно, от примитивных одноклеточных жгутиконосных форм среди водорослей-эукариот), и с худшими возможностями фоссилизации клеток животных, лишенных, в отличие от растительных клеток, прочной целлюлозной оболочки. Скелета же протерозойские животные не имели.

Первые следы жизнедеятельности червеобразных многоклеточных животных известны из позднерифейских отложений. В вендское время (650—570 млн. лет назад) существовали уже разнообразные животные, вероятно, принадлежавшие к различным типам (Б. С. Соколов, 1972, 1975, 1976). Немногочисленные отпечатки мягкотелых вендских животных известны из разных районов земного шара. Ряд интересных находок был сделан в позднепротерозойских отложениях на территории СССР (в Прибалтике, на Кольском полуострове, в районе Яренска в Архангельской области, на реке Мае и на Оленёкском поднятии в Якутии и т. д.).

Наиболее известна богатая позднепротерозойская ископаемая фауна, обнаруженная Р. Сприггом в 1947 г. в Центральной Австралии, в районе Эдиакары (к северу от Аделаиды). Исследовавший эту уникальную фауну М. Глесснер считает, что она включает примерно три десятка видов очень разнообразных многоклеточных животных, относящихся к разным типам (рис. 5). Большинство форм принадлежит, вероятно, к кишечнополостным. Это медузоподобные организмы, вероятно «парившие» в толще воды (Ediacara flindersi, Beltanella gilesi, Medusinites asteroides и др.), и прикрепленные к морскому дну полипоидные формы, одиночные или колониальные, напоминающие современных альционарий, или морские перья (Rangea longa, Arborea arborea, Pteridinium simplex и др.). Замечательно, что все они, как и другие животные эдиакарской фауны, лишены твердого скелета.

Кроме кишечнополостных, в кварцитах Паунд, вмещающих эдиакарскую фауну, найдены остатки червеобразных животных, причисляемых к плоским и кольчатым червям (Spriggina flounderi и разные виды Dickinsonia). Некоторые виды организмов интерпретируются как возможные предки членистоногих (Praecambridium sigillum, напоминающий по характеру сегментации тела трилобитов и хелицеровых) и иглокожих (Tribrachidium heraldicum дисковидной формы, с 3 валиками на плоской поверхности). Наконец, имеется целый ряд ископаемых остатков неизвестной таксономической принадлежности.

Ряд эдиакарских форм был обнаружен также в вендских отложениях разных районов нашей страны: медузоподобная бельтанелла в Прибалтике, эдиакария и медузина на полуострове Рыбачьем, птеридиниумы на севере Якутии, напоминающая сприггину Vendia в районе Яренска и т. д. В 70-е годы на реке Сюзьма (Онежский полуостров) и на Зимнем берегу Белого моря севернее Архангельска были найдены местонахождения вендской фауны, по богатству не уступающие эдиакарской [1]. Это указывает на огромное распространение фауны многоклеточных мягкотелых животных в вендское время.

Поскольку вендская фауна столь разнообразна и включает довольно высокоорганизованных животных, очевидно, что до ее возникновения эволюция Metazoa продолжалась уже достаточно долго. Вероятно, многоклеточные животные появились значительно раньше — где-то в промежутке 700—900 млн. лет назад.

Граница между протерозойской и палеозойской эрами (т. е. между криптозоем и фанерозоем) отмечается поразительным изменением в составе и богатстве ископаемой фауны. Внезапно (другого слова здесь, пожалуй, и не подберешь) после «немых» толщ верхнего протерозоя, почти лишенных следов жизни, в осадочных породах кембрия (первого периода палеозойской эры), начиная с самых нижних горизонтов, появляется огромное разнообразие и обилие остатков ископаемых организмов. Среди них остатки губок, плеченогих, мол-

[1] Подробнее см.: Келлер Б. М. Загадки верхнего докембрия.— Природа. 1979, № 1, с. 66—75.

люсков, представителей вымершего типа археоциат, членистоногих и других групп. К концу кембрия появляются почти все известные типы многоклеточных животных. Этот внезапный «взрыв формообразования» на границе протерозоя и палеозоя — одно из самых загадочных событий в истории жизни на Земле. Благодаря этому начало кембрийского периода является столь заметной вехой, что нередко все предшествующее время в геологической истории (т. е. весь криптозой) именуют «докембрием». Проблема раннекембрийской биологической революции требует специального рассмотрения, которому будет посвящен следующий раздел.

ЗАГАДКА РАННЕГО КЕМБРИЯ И ПОПЫТКИ ЕЕ РАЗРЕШЕНИЯ

Находки вендской фауны и некоторые другие данные по докембрийским организмам говорят о том, что эволюция многоклеточных животных началась задолго до нижнего рубежа кембрия и привела к формированию разнообразных групп. Есть основания считать, что в позднем протерозое уже сложились такие типы, как губки, кишечнополостные, плоские и кольчатые черви, членистоногие, моллюски, иглокожие и, вероятно, многие другие. Крайняя редкость захоронения представителей этих групп в отложениях позднего протерозоя объясняется, вероятно, отсутствием твердого скелета у докембрийских животных. «Революция» раннего кембрия прежде всего проявилась в появлении такого скелета у самых различных групп животных. При этом скелетные ткани и анатомия скелета были совершенно различны у разных групп: от гибких членистых хитиновых панцирей членистоногих до монолитных известковых раковин моллюсков и плеченогих. Однако едва ли будет правильно сводить раннекембрийскую революцию только к скелетизации организмов. Вероятно, на рубеже криптозоя и фанерозоя значительно возросли обилие, разнообразие и распространение различных форм жизни.

Среди предлагавшихся решений загадки раннего кембрия [1] самым простым было предположение, что загадка эта кажущаяся, что в действительности организмы были столь же (или почти столь же) разнообразны и многочисленны и в криптозое, но остатки их не дошли до нас в достаточном количестве из-за большой древности и метаморфизма осадочных пород. Однако такая гипотеза совершенно не объясняет ни внезапности появления в осадочных породах нижнего кембрия столь обильных ископаемых остатков организмов (можно было бы ожидать постепенного нарастания количества ископаемых остатков по мере приближения к современности), ни факта отсутствия скелета у докембрийских животных и его наличия у многих кембрийских форм.

Было высказано предположение, что причиной появления большого количества ископаемых остатков организмов в раннекембрий-

[1] Обзор различных гипотез о происхождении раннекембрийской фауны см. в статье А. А. Шевырева «Проблема происхождения раннекембрийской фауны» (Палеонтологический журнал, 1962, № 4, с. 43—57).

ских отложениях было изменение гидрохимического режима водоемов, благоприятствующее скелетообразованию на чисто химической основе (в частности, указывают на усиленное отложение фосфатов в морских осадках раннего кембрия). Но такое предположение не увязывается с указанным выше разнообразием форм и химического состава скелета у кембрийских животных (сохраняющимся, кстати, и до современности). Как могло благоприятствовать повышение содержания фосфатов в воде образованию, например, кремниевой раковины или хитина, который представляет собой комплекс азотсодержащих полисахаридов?

Для объяснения резких изменений состава и общего облика фауны и флоры в определенные моменты истории Земли, одним из которых и является нижнекембрийский рубеж, некоторые авторы (например, немецкий палеонтолог О. Шиндевольф) привлекают «взрыв мутаций», т. е. значительное возрастание по сравнению с обычным средним уровнем частоты и размаха изменений аппарата наследственности, вызванное какими-то внешними факторами и затронувшее одновременно все (или почти все) виды организмов. Подавляющее большинство мутаций снижает жизнеспособность мутантных особей, чем пытаются объяснить массовое вымирание видов прежней фауны и флоры; общее усиление мутационного процесса, по мысли Шиндевольфа, приводит к возникновению и быстрому распространению новых форм. При этом сразу возникают новые типы организации — путем крупных мутаций, так сказать, скачкообразно. В качестве причины такого «мутационного взрыва» Шиндевольф привлекает повышение уровня жесткой космической радиации в результате вспышки Сверхновой звезды на достаточно близком расстоянии от Солнца.

К сожалению, эта концепция не может объяснить ни одного конкретного случая изменений фауны и флоры: почему вымерли одни группы организмов, а выжили и преуспели другие, прежде сосуществовавшие с первыми?

В сущности, концепция «мутационного взрыва» просто подменяет анализ конкретных ситуаций постулированием универсальной причины для объяснения любого крупномасштабного эволюционного изменения. Совершенно несостоятельно привлечение крупных мутаций для объяснения значительных и быстрых преобразований организмов. В действительности основой эволюционного процесса являются малые мутации, и эволюционные перестройки большого масштаба складываются под контролем естественного отбора из серий малых мутаций. Крупные мутации приводят к резкому нарушению функционирования аппарата наследственности, к разладу сложнейших, тонко скоординированных систем морфогенеза и, в итоге, к гибели мутантного организма. Далее, расчеты ряда авторов показали, что вспышки Сверхновых звезд не могут вызвать такого повышения радиации на поверхности Земли, которое имело бы предполагавшийся Шиндевольфом мутагенный эффект.

Вообще всегда кажется более предпочтительным искать объяснения событиям, происходящим на Земле, по возможности не прибегая

к таким гипотезам, которые постулируют универсальное влияние некоего космического фактора, никак не опосредованное конкретными земными условиями.

В этом отношении от многих других концепций выгодно отличается гипотеза Л. Беркнера и Л. Маршалла (1965, 1966), объясняющая многие важнейшие события в ходе докембрийской и послекембрийской эволюции, так же как и на рубеже криптозоя и фанерозоя, опираясь на закономерные изменения условий в среде обитания древних организмов. В центре внимания гипотезы Л. Беркнера и Л. Маршалла стоит анализ зависимости развития жизни на Земле от изменений содержания кислорода в земной атмосфере [1].

В современной атмосфере Земли содержится около 21% кислорода, что соответствует его парциальному давлению 159 мм рт. ст. Нам, современным обитателям Земли, это представляется совершенно естественным: ведь свободный кислород атмосферы необходим для подавляющего большинства организмов как окислитель в процессах дыхания. Первичноводные животные (например, рыбы) дышат кислородом, растворенным в воде, но этот последний образует с атмосферным кислородом единую систему: избытки кислорода, выделяющегося в воде (в результате фотосинтеза водных растений), поступают в атмосферу, а кислород атмосферы растворяется в поверхностном слое воды, по тем или другим причинам обедненной растворенным кислородом.

Однако кислородная атмосфера, столь богатая этим элементом, среди всех планет солнечной системы присуща только Земле. Это не случайно. Высокая химическая активность кислорода приводит к тому, что в условиях планет кислород в свободном состоянии долго существовать не может. Участвуя в различных химических реакциях, он оказывается связанным в виде оксидов и других соединений. Обилие кислорода в атмосфере современной Земли — результат фотосинтеза, осуществляемого в течение 3 млрд. лет зелеными растениями:

$$6CO_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 - \underset{\text{энергия солнечного света}}{2{,}62\ \text{кДж}}$$

Первичная атмосфера Земли, существовавшая во времена зарождения жизни (3,5—4 млрд. лет назад), имела восстановительный характер и состояла, вероятно, из водорода, азота, паров воды, углекислого газа, аммиака, метана, аргона и небольших количеств других газов, в том числе и кислорода. Количество свободного кислорода в первичной атмосфере не могло превышать 0,001 от современного его содержания (это небольшое количество кислорода выделялось в результате фотодиссоциации воды ультрафиолетовыми лучами; кислород быстро входил в различные химические реакции и вновь оказывался в химически связанном состоянии).

Зарождение жизни произошло в бескислородной среде, и кислород в силу своей высокой окислительной способности первоначально был

[1] Основы современных представлений об эволюции состава земной атмосферы были заложены работами В. И. Вернадского и А. П. Виноградова.

ядовит для протоорганизмов из-за отсутствия у них соответствующих защитных биохимических систем. Вероятно, протоорганизмы по способу питания являлись гетеротрофами, использовавшими в пищу различные органические соединения абиогенного происхождения, которыми, по мнению большинства авторов, были обогащены водоемы раннего археозоя (состояние «первичного бульона», по А. И. Опарину) и на базе которых возникла и сама жизнь. Для освобождения энергии, необходимой в жизненных процессах, использовалась анаэробная диссимиляция (брожение):

$$C_6H_{12}O_6 \rightarrow 2CH_3CH_2OH + 2CO_2 + 0{,}209 \text{ кДж/моль}$$

С появлением фотосинтеза (первыми фотосинтезирующими организмами были сине-зеленые водоросли) в атмосферу стал выделяться кислород.

В условиях бескислородной атмосферы распространение жизни было гораздо более ограниченным, чем ныне. Дело в том, что организмы не имеют никакой защиты от гибельной для них жесткой ультрафиолетовой части излучения Солнца (с длиной волны менее 250 нм). В современной атмосфере жесткая ультрафиолетовая радиация поглощается так называемым озоновым экраном — слоем озона O_3, образующегося на высоте около 50 км из кислорода O_2 под действием солнечного излучения и распределяющегося в основном в 15—60 км от земной поверхности. Озоновый экран надежно защищает живые организмы, которые могут существовать как в водоемах, так и на поверхности суши и в нижних слоях атмосферы. В бескислородной атмосфере раннего докембрия озоновый экран отсутствовал и жизнь могла развиваться только под защитой слоя воды толщиной около 10 м. Поверхностные слои водоемов, получающие наибольшее количество энергии солнечного излучения, были недоступны для организмов. Совершенно безжизненны были и материки криптозоя.

Однако фотосинтез, осуществлявшийся в озерах, морях и океанах планеты сине-зелеными водорослями (а позднее и различными группами эукариотических водорослей), в течение 2 млрд. лет медленно, но неуклонно повышал содержание свободного кислорода в атмосфере. Когда содержание кислорода достигло 0,01 от современного (так называемая точка Пастера, соответствующая парциальному давлению кислорода 1,59 мм рт. ст.), у организмов впервые появилась возможность использовать для удовлетворения своих энергетических потребностей аэробную диссимиляцию; другими словами, после достижения точки Пастера стало возможно дыхание, которое энергетически выгоднее брожения почти в 14 раз:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 2{,}88 \text{ кДж/моль}$$

(Вспомним, что при брожении освобождается всего лишь 0,209 кДж/моль.) Это был важнейший переломный момент в развитии жизни.

Среди современных организмов так называемые факультативные аэробы, каковыми являются многие бактерии и некоторые дрожже-

вые грибы, при уменьшении содержания кислорода ниже точки Пастера используют брожение, при поднятии содержания кислорода выше указанной точки — дыхание (эффект Пастера).

Переход к аэробной диссимиляции в эволюции древних организмов произошел, разумеется, не сразу. Для этого необходимо развитие соответствующих ферментативных систем, но линии, приобретшие способность к дыханию, получили огромный энергетический выигрыш и в результате возможность резко интенсифицировать метаболизм и все жизненные процессы. Это явилось предпосылкой к дальнейшей прогрессивной эволюции и, вероятно, способствовало ускорению эволюционного процесса.

Но достижение пастеровской точки в развитии атмосферы Земли ознаменовалось не только появлением возможности аэробной диссимиляции организмов. При содержании кислорода в атмосфере в количестве 0,01 от современного формирующийся озоновый экран может защитить от жесткой ультрафиолетовой радиации уже и верхние слои воды в водоемах (требуется «помощь» слоя воды толщиной примерно 1 м). Это, во-первых, позволяет организмам подниматься в поверхностные слои водоемов, наиболее богатые солнечной энергией; в результате резко усиливается эффективность фотосинтеза, увеличиваются биопродукция (синтез растениями органических веществ) и выделение свободного кислорода. Во-вторых, чрезвычайно расширяется арена жизни, малые глубины водоемов представляют огромное разнообразие условий по сравнению со средними и большими глубинами. Освоение этого разнообразия условий в богатой энергией среде обитания неминуемо должно привести к резкому повышению разнообразия форм жизни, подлинному взрыву формообразования.

По расчетам Л. Беркнера и Л. Маршалла, точка Пастера в эволюции атмосферы Земли была пройдена примерно 620 млн. лет назад; по мнению некоторых других ученых, возможно, значительно раньше — в промежутке 700—1000 млн. лет назад. Но, во всяком случае, точка Пастера была пройдена в позднем протерозое, незадолго (в геологическом смысле слова) до нижнего рубежа кембрия. Здесь Л. Беркнер и Л. Маршалл видят ключ к решению загадки раннего кембрия: взрыв формообразования в конце протерозоя — начале палеозоя последовал за достижением точки Пастера в атмосфере и логически совершенно неизбежно вытекает из указанных выше последствий этого (интенсификация метаболизма, убыстрение эволюции, освоение множества новых разнообразных местообитаний на мелководье, усиление фотосинтеза, возрастание биопродукции).

После достижения содержания кислорода в атмосфере, равного 0,1 от современного, озоновый экран уже в состоянии полностью защитить организмы от действия жесткой ультрафиолетовой радиации. С этого момента организмы могут приступить к освоению суши как среды обитания. По расчетам Л. Беркнера и Л. Маршалла, это должно было произойти в конце ордовика (около 420 млн. лет назад). Действительно, примерно к этому времени относится появление пер-

вых наземных организмов (см. главу 3). Современное содержание кислорода в атмосфере было достигнуто в конце пермского периода.

Гипотеза Л. Беркнера и Л. Маршалла привлекательна не только своей логичностью и последовательностью в объяснении докембрийской эволюции, но и перспективностью в отношении дальнейшего развития этих идей.

Как мы упоминали выше, на рубеже протерозоя и раннего кембрия у самых различных групп организмов развивается твердый скелет, облегчающий их фоссилизацию. Некоторые ученые склонны видеть сущность загадки раннего кембрия именно в скелетизации организмов. Однако сама эта скелетизация может быть непосредственным следствием повышения содержания кислорода в атмосфере. По мнению Р. и Е. Раффов (1970), при низком содержании кислорода в окружающей среде размеры тела многоклеточных животных не могли быть большими (вследствие низкого уровня метаболизма и энергетики организма), газообмен с внешней средой, вероятно, осуществлялся диффузно через поверхность тела, при этом толщина стенок тела не могла превышать нескольких миллиметров. Для таких организмов не возникало необходимости в опорном внутреннем скелете, а защитные наружные скелетные образования препятствовали бы газообмену. К. Тоув (1970) пришел к выводу, что у докембрийских животных в условиях малого содержания кислорода в окружающей среде не могло быть хорошо развитых соединительнотканных образований, формирующих основу для развития скелета. Прочность соединительнотканных образований базируется в основном на содержании в них белка коллагена, в состав которого входит аминокислота оксипролин. Оксипролин коллагена образуется посредством гидроксилизации другой аминокислоты — пролина с помощью фермента оксигеназы. Эта реакция возможна только при наличии достаточно большого количества кислорода в окружающей среде. Следовательно, при низком содержании кислорода синтез коллагена был биохимически затруднен и организмы не могли иметь прочных соединительнотканных образований, а поэтому и скелета, и сильно развитой мышечной системы, работа которой эффективна лишь при наличии соответствующих опорных структур.

Д. Роудс и Дж. Морзе (1971) предприняли попытку своего рода экспериментальной проверки гипотезы Л. Беркнера и Л. Маршалла. Они исследовали распространение беспозвоночных животных в современных водоемах с пониженным содержанием кислорода в воде: в Калифорнийском заливе, на грабенах континентального склона Южной Калифорнии и в Черном море. Была обнаружена отчетливая корреляция между содержанием кислорода в воде и характером донной фауны (бентоса). При содержании кислорода менее 0,1 мл на 1 л воды многоклеточные животные в составе бентоса отсутствуют; при содержании кислорода 0,3—1 мл на 1 л воды встречаются небольшие мягкотелые (бесскелетные) животные, зарывающиеся в ил; наконец, в более поверхностных слоях с содержанием кислорода более

1 мл/л обитают самые разнообразные животные, обладающие известковым скелетом. Эти данные представляют как бы живую иллюстрацию гипотезы Л. Беркнера и Л. Маршалла.

РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В ДОКЕМБРИИ

В двух заключительных разделах этой главы мы вкратце рассмотрим общую картину развития жизни в течение криптозоя, коснувшись попутно некоторых биологических проблем, связанных с ранними этапами эволюции растений и животных (возникновение эукариот, полового процесса, многоклеточного уровня организации).

Анализ основных этапов эволюции органического мира в докембрии был проделан Б. С. Соколовым (1972, 1975, 1976).

Время появления жизни на Земле различными учеными оценивается по-разному. Можно указать на обширный промежуток между 3,5—4,25 млрд. лет назад. Как упоминалось выше, протоорганизмы были, вероятно, гетеротрофными формами, питавшимися готовыми высокомолекулярными органическими соединениями, которые содержались в «первичном бульоне» и имели абиогенное происхождение. В археозое жизнь существовала в условиях бескислородной восстановительной атмосферы, вероятно в водоемах на глубине порядка 10—50 м. Десятиметровый слой воды защищал протоорганизмы от губительного действия жесткого ультрафиолетового излучения Солнца.

В промежутке времени между 3 и 3,5 млрд. лет назад какая-то форма (или формы) протоорганизмов приобрела способность к фотосинтезу. Вслед за этим произошла дивергенция прокариот на два главных ствола их эволюции: 1) бактерии (тип Bacteriae), в большинстве сохранившие в той или иной форме гетеротрофный способ питания и совершенствовавшие его применительно к новым условиям существования; 2) сине-зеленые водоросли (тип Cyanophyta), развившие автотрофное питание посредством фотосинтеза. Бактерии от использования органических веществ абиогенного происхождения по мере уменьшения их содержания в окружающей среде и распространения фотосинтезирующих организмов все в большей степени переходили к питанию органическими веществами, синтезированными водорослями [1].

В течение последующих 1,5—2 млрд. лет — на протяжении большей части криптозоя — происходила медленная эволюция прокариот, в целом оказавшихся весьма консервативными (по крайней мере в морфологическом отношении, т. е. в сохранении основных особенностей строения). Вероятно, около 2,8—3 млрд. лет назад появились нитчатые формы сине-зеленых водорослей. Нитчатый тип строения представляет собой цепочку клеток, возникшую путем их

[1] Нужно отметить, что современные бактерии обладают чрезвычайно разнообразными формами метаболизма и питания, вплоть до автотрофности на основе фото- и хемосинтеза. Эта группа проделала, так сказать, серию «эволюционных экспериментов», испробовав разные способы питания и обмена веществ на примитивном прокариотном уровне организации.

последовательного деления в одном направлении. Клетки в цепочке связаны друг с другом лишь механически — разрыв цепочки никак не сказывается на жизнедеятельности и жизнеспособности составляющих ее клеток. Поэтому нитчатые формы нельзя приравнивать к многоклеточному состоянию, при котором обязательны дифференциация и интеграция многоклеточного организма, различные части которого выполняют разные функции и подчинены целому.

Средний докембрий с полным основанием называют «веком синезеленых водорослей», получивших самое широкое распространение; это было время их расцвета. Благодаря их фотосинтетической деятельности, постепенно повышалось содержание кислорода в атмосфере. Первоначально свободный кислород быстро использовался как окислитель в различных химических реакциях, в частности в процессах отложения осадочных железных руд при участии ферробактерий. Основная масса железорудных толщ на всей Земле сформировалась в промежутке 2,2—1,9 млрд. лет назад. После завершения этих процессов, радикально изменивших геохимический облик поверхностных слоев земной коры, кислород стал накапливаться в атмосфере во все более заметных количествах. Большие масштабы в это время приобрела и строматолитообразующая деятельность нитчатых синезеленых водорослей, которая привела к образованию огромных толщ карбонатных пород.

Возможно, около 1,1—1,4 млрд. лет назад возникли первые эукариоты. Это следующий важнейший рубеж в докембрийской эволюции организмов после возникновения фотосинтеза и обособления синезеленых водорослей. Эукариоты обладают значительно более сложной и совершенной организацией клетки, чем прокариоты. Протоплазма эукариотической клетки сложно дифференцирована; в ней обособлены ядро и другие органоиды (хондриосомы, пластиды, комплекс Гольджи, центриоли и др.), отделенные от цитоплазмы полупроницаемыми мембранами и выполняющие различные функции; снаружи клетка окружена клеточной мембраной. Наружная и внутренние клеточные мембраны образуют единый мембранный комплекс. Мембраны имеют сложное молекулярное строение (липидная «пленка», пронизанная белковыми «каналами»), обусловливающее избирательное проникновение веществ.

У прокариот вместо клеточной мембраны клетка обволакивается единственной гигантской молекулой мукопептида (вещество, состоящее из аминокислот, углеводов и липидов). В ядре — интегрирующем центре клетки эукариот — локализован хромосомный аппарат, в котором сосредоточена основная часть кода наследственной информации. У прокариот нет такого интегрирующего центра и подобной упорядоченности наследственной информации; элементы аппарата наследственности отчасти включены в единственную, так называемую «хромосому» бактериальной клетки, отчасти находятся в цитоплазме. Упорядоченность аппарата наследственности и сложность организации клетки у эукариот требуют такой же упорядоченности в передаче наследственной информации при клеточном де-

лении. В связи с этим у эукариот развился весьма совершенный механизм клеточного деления (митоз), обеспечивающий точное и эквивалентное распределение наследственной информации в обе дочерние клетки. У прокариот митоза не наблюдается. Митоз возник, вероятно, около 1 млрд. лет назад (см. выше). Эукариотный уровень организации клетки обеспечивает более совершенное выполнение всех клеточных функций и открывает перспективы для дальнейшей прогрессивной эволюции.

Имеются две основные точки зрения на проблему происхождения эукариотической клетки (и, соответственно, эукариот как таксономической группы). Первая из них (так называемая аутогенная концепция) предполагает постепенную дифференциацию прокариотической клетки, в ходе которой развился мембранный комплекс (сначала могла возникнуть наружная клеточная мембрана, затем ее локальные впячивания внутрь клетки образовали внутриклеточные мембраны). На основе мембранного комплекса структурно оформились клеточные органоиды. Согласно аутогенной концепции, эукариоты возникли от одной из групп прокариот (от какой именно, указать сейчас невозможно).

Вторая точка зрения (симбиогенная концепция) получила широкую известность после работ Л. Маргулис (Саган) (1967—1971), которая обосновала гипотезу о возникновении эукариотической клетки из симбиоза разных прокариот: крупной клетки — хозяина и более мелких организмов, поселившихся в цитоплазме первого. Последние дали начало различным органоидам. Аргументы в пользу этой точки зрения сводятся к фактам наличия в таких органоидах эукариотической клетки, как хондриосомы и пластиды, собственной дезоксирибонуклеиновой кислоты (носителя наследственной информации), а также существования весьма сложных симбиотических комплексов среди современных организмов. Согласно симбиогенной концепции, предками эукариот должны быть сразу несколько групп прокариот.

В целом аутогенная (классическая) точка зрения представляется в настоящий момент лучше обоснованной и согласующейся с современными данными о сущности прогрессивной эволюции организмов.

Для всех современных эукариот характерен в той или иной форме половой процесс [1], сущностью которого является обмен наследственной информацией между разными организмами, принадлежащими к одному биологическому виду. В результате полового процесса наследственная информация перекомбинируется в каждом следующем поколении, что резко повышает изменчивость данного вида (комбинативная форма изменчивости). Вторая важнейшая функция полового процесса — объединение наследственной информации, присущей разным индивидам, в единый видовой генофонд. При

[1] Известные ныне агамные, т. е. не имеющие полового процесса формы эукариот, несомненно, утратили способность к нему вторично.

наличии полового процесса отдельные особи объединяются в целостную систему — биологический вид, который как целое неизмеримо устойчивее по отношению ко всем неблагоприятным изменениям внешней среды, чем генетически обособленные линии, размножающиеся бесполым путем (клоны).

Половой процесс известен и у некоторых прокариот (бактерии), но у них он неупорядочен и не обеспечивает эквивалентного обмена разных особей наследственной информацией. Вероятно, характерная для эукариот упорядоченность полового процесса, связанная со структурой эукариотической клетки, сложилась вскоре после их возникновения.

В результате присущего эукариотам полового процесса в одной клетке объединяются два генома, т. е. два полных набора наследственной информации (диплоидное состояние). В диплоидном наборе все хромосомы парные. Чтобы в дальнейшем не происходило новых удвоений числа геномов (что затруднило бы нормальное функционирование клетки), необходимо развитие особого механизма клеточного деления (мейоза), посредством которого каждая из дочерних клеток получает лишь один (гаплоидный) набор хромосом. Вероятно, мейоз появился практически одновременно с развитием у эукариот полового процесса. В процессе мейоза хромосомы из разных пар диплоидного набора распределяются в дочерние клетки независимо и случайно, что приводит к возникновению новых комбинаций хромосом в гаплоидных наборах и еще более увеличивает комбинативную изменчивость вида. Таким образом, половой процесс и мейоз обеспечивают резкое возрастание внутривидовой изменчивости, способствующее значительному убыстрению эволюции (что и наблюдается у эукариот)[1].

Примерно 0,9 млрд. лет назад произошло разделение эволюционного ствола древнейших эукариот на ряд ветвей, давших начало разным типам водорослей: зеленых (Chlorophyta), бурых (Phaeophyta), красных (Rhodophyta) и др., а также грибам (тип Fungi). Вероятно, в это время существовали уже и одноклеточные животные — простейшие (тип Protozoa), либо возникшие от общего предкового ствола всех эукариот, либо обособившиеся от ранних представителей одной из групп растений (какой именно, с уверенностью сказать сейчас невозможно). Разные исследователи связывали происхождение животных с каждой из названных выше групп растений. По всей совокупности данных, к предкам Protozoa наиболее близкими кажутся некоторые одноклеточные зеленые водоросли. Не случайно таких жгутиконосных одноклеточных, как Euglenoidea, Volvocales и др., способных и к фотосинтезу, и к гетеротрофному питанию, ботаники рассматривают в составе типа зеленых водорослей, а зоологи — в составе типа простейших животных.

[1] Более подробное описание эволюционной роли полового процесса, мейоза, гаплоидного и диплоидного поколений можно найти в пособиях по эволюционистике и генетике (см. список литературы).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Вероятно, 700—900 млн. лет назад на Земле появились первые многоклеточные животные и растения. У растений возникновение многоклеточного уровня организации, по-видимому, произошло на основе дифференциации лентообразных колоний, возникших путем бокового срастания прикрепленных нитчатых форм или благодаря делению клеток последних в двух взаимно перпендикулярных направлениях (в одной плоскости). У прикрепленных колоний различные участки находились в разных условиях по отношению к солнечному свету, субстрату и водному окружению. В связи с этим естественный отбор должен был благоприятствовать возникновению определенной дифференциации частей колонии. Первым шагом было возникновение полярности колонии: на одном ее конце выделялись клетки, служившие для прикрепления к субстрату (для них характерны ослабление фотосинтеза, потеря способности к делению), на другом — верхушечные клетки, интенсивно делившиеся и образовавшие своего рода точку роста колонии. Естественный отбор благоприятствовал приобретению клетками колонии способности делиться в разных направлениях; это содействовало ветвлению, что увеличивало поверхность колонии. Деление клеток в трех плоскостях или переплетение отдельных нитей вело к возникновению многослойного, объемного тела. В ходе его дальнейшей дифференциации сформировались многоклеточные органы, выполнявшие разные функции (фиксация на субстрате, фотосинтез, размножение). Одновременно между разными клетками растения складывалась определенная взаимозависимость, что, собственно говоря, и знаменует достижение многоклеточного уровня организации.

У животных активный образ жизни требовал более совершенной и сложной дифференциации организма, чем у растений. Сложность организации многоклеточных животных (Metazoa) и разнообразие ее конкретных форм стимулировали разработку различных гипотез о происхождении Metazoa. Эти гипотезы для упрощения изложения можно свести к двум основным концепциям — колониального и неколониального происхождения многоклеточных животных.

Первая концепция берет начало в работах Э. Геккеля, который в создании известной теории гастреи основывался на сформулированном им биогенетическом законе (см. «Введение»). Геккель исходил из того, что филогенез древнейших Metazoa в определенной степени повторяется в онтогенезе современных многоклеточных животных (рис. 6). В соответствии с этим он видел предков Metazoa в колониальных простейших, обладавших сферическими колониями с однослойной стенкой, подобными бластуле — одной из ранних стадий эмбрионального развития современных многоклеточных животных. Геккель назвал эту гипотетическую предковую форму бластеей. При направленном плавании сферическая колония — бластея—ориентировалась одним полюсом вперед (как это наблюдается и у современных колониальных простейших, например у Volvox). Согласно

Геккелю, на переднем полюсе колонии возникло впячивание ее стенки внутрь, подобно тому как это происходит при инвагинационной гаструляции в онтогенезе некоторых современных Metazoa. В результате образовался многоклеточный организм — гастрея, стенка тела которого состоит из двух слоев — эктодермы и энтодермы. Энтодерма окружает внутреннюю полость, первичный кишечник, открытый наружу единственным отверстием — первичным ртом. Организация гастреи соответствует принципиальному плану строения кишечнополостных (тип Coelenterata), которых Э. Геккель и рассматривал как наиболее примитивных многоклеточных животных.

И. И. Мечников обратил внимание на то, что у примитивных кишечнополостных гаструляция происходит не путем инвагинации (впячивания одного полюса однослойного зародыша — бластулы), что характерно для более высокоорганизованных групп, а посредством миграции некоторых клеток (рис. 7) из однослойной стенки тела внутрь. Там они образуют рыхлое скопление, позднее организующееся в виде стенок гастральной полости, которая прорывается наружу ротовым отверстием. Такой способ гаструляции гораздо проще, чем инвагинация, так как не требует сложного направленного и координированного смещения целого пласта клеток и, вероятно, примитивнее инвагинации. В связи с этим И. И. Мечников модифицировал теорию Э. Геккеля следующим образом. В сфероидной колонии простейших — жгутиконосцев — клетки ее однослойной стенки, захватывавшие (фагоцитировавшие) пищу, мигрировали для ее переваривания внутрь, в полость колонии (подобно миграции клеток будущей энтодермы в

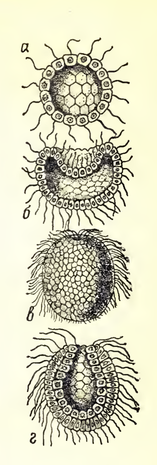
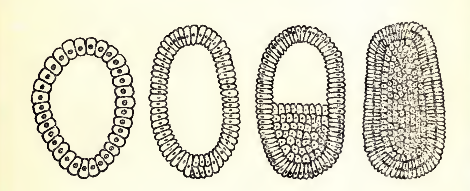


Рис. 6. Ранние стадии онтогенеза кораллового полипа Monoxenia (по Э. Геккелю):
а — бластула; *б* — гаструляция; *в*, *г* — гаструла (внешний вид и продольный разрез).

процессе гаструляции кишечнополостных). Эти клетки образовали рыхлое внутреннее скопление — фагоцитобласт, функцией которого стало обеспечение всего организма пищей, включая ее переваривание и распределение, тогда как поверхностный слой клеток — кинобласт — осуществлял функции защиты и движения организма. Для захвата новых пищевых частиц клеткам фагоцитобласта, по мысли И. И. Мечникова, не было необходимости возвращаться в поверхностный слой: располагаясь непосредственно под кинобластом, клетки фагоцитобласта захватывали пищу псевдоподиями, выдвигаемыми наружу в промежутках между клетками кинобласта. Эта гипотетическая стадия эволюции Metazoa была названа Мечниковым фагоцителлой (или паренхимеллой); ее строение соответствует таковому паренхимулы — личинки некоторых кишечнополостных и губок. В дальнейшем (как приспособление к повышению активности питания) у потомков фагоцителлы произошла эпителизация фагоцитобласта в виде первичного кишечника с образованием ротового отверстия в том месте, где происходила преимущественная миграция клеток внутрь. По мнению некоторых ученых, это место, вероятно, соответствовало заднему по направлению движения полюсу тела, где при плавании возникают завихрения воды и поэтому условия наиболее благоприятны для захвата (фагоцитоза) пищевых частиц. Теория И. И. Мечникова, как и теория Э. Геккеля, принимает происхождение Metazoa от колониальных простейших и рассматривает в качестве наиболее примитивных многоклеточных животных типы кишечнополостных и губок.

Рис. 7. Гаструляция зародыша гидроидного полипа Stomateca (из П. А. Иоффа).



Теория неколониального происхождения Metazoa была разработана сербским ученым Й. Хаджи. Хаджи обратил внимание на некоторое сходство между инфузориями — высшими простейшими, обладающими наиболее сложно дифференцированным клеточным телом, и турбелляриями — примитивной группой плоских червей (тип Plathelminthes). Некоторые инфузории и турбеллярии обладают близкими размерами и одинаковой формой тела, сходным положением ротового отверстия на брюшной стороне тела и расположением ряда внутренних структур. Нужно отметить, что это сходство имеет условный характер, поскольку многоклеточные органы турбеллярий сравниваются с органоидами — частями клетки инфузорий.

Й. Хаджи высказал предположение, что многоклеточное строение могло возникнуть путем целлюляризации, т. е. разделения на отдельные клетки сложно устроенного многоядерного клеточного тела каких-то инфузорий. Согласно этой гипотезе, наиболее примитивной группой Metazoa являются низшие черви — турбеллярии, а кишечнополостные возникли от них, перейдя к прикрепленной жизни на дне водоемов, что и вызвало вторичное упрощение их организации.

Гипотеза неколониального происхождения многоклеточных (или гипотеза целлюляризации) по-своему логична и остроумна и поэтому получила признание со стороны ряда ученых. Однако эта концепция построена главным образом умозрительно и не основана на серьезных фактах. Явление целлюляризации никогда не наблюдалось ни у каких инфузорий (тогда как колониальные формы широко распространены среди жгутиковых). Внутриклеточные механизмы передачи информации и принципы интеграции одноклеточного тела инфузории принципиально отличаются от соответствующих процессов в многоклеточном организме, основанных на межклеточных взаимодействиях. Превратить одно в другое путем целлюляризации не представляется возможным. Специфический тип полового процесса инфузорий (конъюгация, при которой две особи обмениваются своими так называемыми блуждающими ядрами) не имеет ничего общего с половым процессом многоклеточных животных. Концепция целлюляризации никак не увязана с данными эмбриологии: ход онтогенеза многоклеточных животных необъясним с ее позиций.

Важные сведения для понимания ранних этапов эволюции Metazoa были получены при изучении Trichoplax adhaerens — крайне примитивного многоклеточного организма, обнаруженного в Красном море Ф. Шульце еще в 1883 г., но детально исследованного лишь в 70-е годы нашего века К. Греллом (1971) и А. В. Ивановым (1973, 1976). Трихоплакс (рис. 8) имеет уплощенное тело, лишенное полярности. Поверхность тела, обращенная вверх, выстлана плоским, а нижняя — цилиндрическим мерцательным эпителием. Внутри, между эпителиальными слоями, соответствующими кинобласту, находится полость с жидким содержимым, в которой располагаются веретеновидные и звездчатые клетки. Эти последние можно рассматривать в качестве фагоцитобласта. Размножается трихоплакс бесполым спо-



Рис. 8. Трихоплакс (Trichoplax adhaerens):

а — изменения формы тела одной особи (по Ф. Шульце); *б* — разрез, перпендикулярный краям тела (по А. В. Иванову): *1* — амебоидные клетки; *2* — спинной эпителий; *3* — веретеновидные клетки; *4* — липидные включения; *5* — пищеварительные вакуоли; *6* — брюшной эпителий.

собом: делением и почкованием. А. В. Иванов указал, что трихоплакс представляет собой как бы живую модель фагоцителлы, и предложил выделить эту форму в особый тип животных Phagocytellozoa. По-видимому, трихоплакс подкрепляет позиции теории фагоцителлы И. И. Мечникова и, следовательно, колониальной теории происхождения Metazoa[1].

Как указывалось выше, в позднем протерозое (600—650 млн. лет назад) уже существовали такие группы многоклеточных животных, как губки, кишечнополостные, плоские и кольчатые черви и даже, возможно, предки членистоногих. Судя по общему уровню организации соответствующих групп, можно предполагать, что к этому времени обособились также эволюционные стволы нитчатых червей (тип Nemathelminthes), предков моллюсков и предков вторичноротых животных — олигомерных червей.

Докембрийский филогенез Metazoa можно гипотетически представить следующим образом (рис. 9). От колониальных жгутиковых (по мнению ряда авторов, от гетеротрофных форм, принадлежавших к отряду Protomonadida) путем дифференциации и интеграции колонии, с миграцией внутрь клеток фагоцитобласта на заднем полюсе тела возникли первые многоклеточные животные, организация которых соответствовала фагоцителле (по И. И. Мечникову). Мало изменившимися потомками этих древнейших многоклеточных являются современные Phagocytellozoa (Trichoplax adhaerens). Примитивные многоклеточные были свободноплавающими (за счет работы мер-

[1] Более подробные сведения о происхождении Metazoa можно найти в книге А. В. Иванова «Происхождение многоклеточных» (Л., 1968).

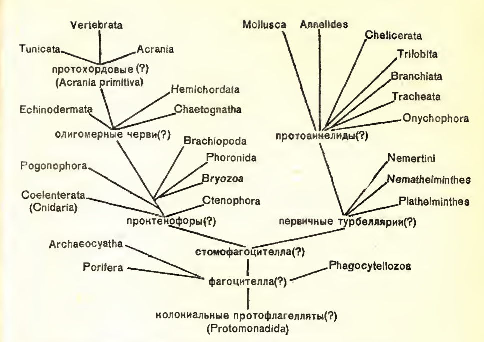


Рис. 9. Схема филогенеза основных групп многоклеточных животных. *Гипотетические группы отмечены символом (?).*

цательного эпителия — кинобласта) животными, питавшимися различными микроорганизмами (простейшими и одноклеточными водорослями).

При дальнейшем развитии приспособлений к активному питанию происходила постепенная эпителизация фагоцитобласта, т. е. преобразование рыхлого скопления клеток в орган с эпителизованными стенками. Эпителизация фагоцитобласта, вероятно, началась с развития на заднем по движению полюсе постоянного ротового отверстия. Как отметил К. В. Беклемишев (1974), на этой стадии филогенеза организм стал питаться как целое, а не как совокупность отдельных самостоятельно фагоцитирующих клеток. Вероятно, к этому времени появилась и интегрирующая организм нервная система в виде эпителиального нервного сплетения. Активное плавание требовало способности ориентироваться в пространстве и координировать работу всех органов. Для осуществления этих функций на аборальном (противоположном ротовому отверстию) полюсе тела животного возник нейрорецепторный комплекс, включавший нервный ганглий, осязательные щетинки и статоцист (орган равновесия). Подобный аборальный орган имеется у современных гребневиков (тип Ctenophora), а также у свободноплавающих личинок очень многих групп животных (плоских и кольчатых червей, моллюсков, членистоногих, полухордовых, иглокожих и др.). Эту гипотетическую стадию фило-

генеза древних Metazoa можно назвать «стомофагоцителлой» (подчеркивая эпителизацию лишь ротового отдела фагоцитобласта).

Возможно, на этой стадии эволюции произошла первая крупная дивергенция филогенетического ствола древних многоклеточных, связанная с тем, что некоторые группы этих животных перешли к освоению морского дна, другие же продолжали совершенствовать приспособления к активной жизни в толще воды.

Современные низшие плоские черви — бескишечные турбеллярии (Acoela) — в целом сохранили тот уровень организации, который, вероятно, был характерен для древнейших многоклеточных, впервые перешедших к освоению подвижного образа жизни на поверхности субстрата. От вендских представителей этих турбеллярий могли возникнуть филогенетические стволы, ведущие к другим группам плоских червей, к нитчатым червям и к предкам кольчатых червей (протоаннелидам). От протоаннелид обособились, с одной стороны, предки моллюсков, с другой — предки членистоногих. У всех этих групп произошла дальнейшая эпителизация фагоцитобласта. У низших червей эпителизировалась лишь центральная часть фагоцитобласта, что привело у плоских червей к формированию разветвленного кишечника с единым отверстием («рот»), ведущим во внешнюю среду, а у нитчатых червей — к образованию сквозного кишечника с ротовым и анальным отверстиями. У высших групп (кольчатые черви, моллюски и членистоногие) эпителизировался весь фагоцитобласт: не только его центральная часть (энтодермальный кишечник), но и периферическая (мезодерма и ее производные). Последнее привело к развитию вторичной полости тела (целома), стенки которой образованы мезодермальным целомическим эпителием. Более примитивные представители кольчатых червей, моллюсков и членистоногих обладают характерной личиночной стадией — трохофорой. В связи с этим указанные группы иногда объединяют под названием Trochozoa.

У тех потомков стомофагоцителлы, которые продолжали совершенствовать адаптацию к жизни в толще воды, также произошла эпителизация центрального и отчасти периферического фагоцитобласта: возникла гастральная полость (первичный кишечник) и ее периферические ветви (гастроваскулярные каналы). К этому уровню организации среди современных животных ближе всего стоят гребневики (тип Ctenophora), вероятно, сохранившие примитивный образ жизни в толще воды. От их позднепротерозойских предков (которых можно назвать «проктенофорами») с переходом к прикрепленной жизни на морском дне возникли стрекающие кишечнополостные (тип Coelenterata, или Cnidaria).

Другие филогенетические линии, ответвившиеся от проктенофор, также осваивали морское дно, но с развитием приспособлений к активному передвижению по субстрату (подобно турбелляриям и их потомкам, но на другом исходном уровне организации). У этих форм в результате завершения эпителизации периферического фагоцитобласта также образовалась вторичная полость тела — целом, но возникла она совершенно другим способом, чем у Trochozoa. В онто-

генезе животных, происходящих от проктенофор, вторичная полость тела обособляется от первичного кишечника, как его боковые карманообразные выпячивания (первоначально, вероятно, было 3 пары таких выпячиваний), которые затем отшнуровываются от стенок кишки (рис. 10). Такой способ развития целома получил название энтероцельного, в отличие от схизоцельного способа, характерного для Trochozoa, у которых целом возникает в результате появления полостей внутри скоплений мезодермальных клеток, без всякой связи с первичным кишечником.

О. и Р. Гертвиги и И. И. Мечников обосновали гипотезу, согласно которой энтероцельный целом возник в эволюции из гастроваскулярных каналов проктенофорных предков (так называемая энтероцельная теория происхождения целома[1]). Энтероцельный целом характерен для типов Pogonophora, Chaetognatha, Brachiopoda, Bryozoa и ряда других, в том числе группы так называемых вторичноротых животных (Deuterostomia), объединяющей типы Chordata, Echinodermata и Hemichordata. У вторичноротых животных имеется много общего, в частности особое положение дефинитивного (присущего взрослым организмам) рта, возникающего на полюсе тела, противоположном первичному эмбриональному рту (бластопору). На месте же этого последнего развивается анальное отверстие. Вторичноротые, несомненно,

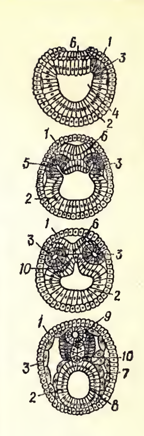


Рис. 10. Энтероцельное развитие целома в онтогенезе ланцетника (4 последовательные стадии):

1 — эктодерма; *2* — энтодерма; *3* — мезодерма; *4* — первичный кишечник; *5* — целомические карманы; *6* — нервная пластинка; *7* — целом; *8* — вторичный кишечник; *9* — нервная трубка; *10* — хорда.

[1] Более подробные сведения о происхождении целома можно получить в следующих работах: Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964; Иванов А. В. О происхождении целома.— Зоологический журнал, т. 55, 1976, № 6, с. 805—814.

имеют общее происхождение; в качестве их предков указывают гипотетическую группу олигомерных червей, тело которых было разделено на три отдела, имелся вторичный рот и энтероцельный целом. Среди современных вторичноротых к уровню организации олигомерных червей всего ближе, по-видимому, стоят свободноживущие полухордовые, представителем которых является желудевый червь (Balanoglossus).

Особое положение среди многоклеточных животных занимают губки (тип Porifera, или Spongia). Эта группа характеризуется очень примитивным общим уровнем организации. Губки, по существу, не имеют эпителизованного фагоцитобласта, упорядоченного внутреннего строения, настоящего кишечника, нервной системы, рецепторов и т. д. Губки отличаются от всех остальных Metazoa чрезвычайно своеобразным онтогенезом, в ходе которого происходит инверсия зародышевых листков (эктодермы и энтодермы, так сказать, меняющихся местами). Происхождение губок остается дискуссионным: их выводят либо отдельным стволом непосредственно от колониальных жгутиковых, либо от общего корня с другими многоклеточными, как раннюю боковую ветвь от уровня фагоцителлы.

Вероятно, обособление всех основных типов животных произошло в верхнем протерозое, в промежутке времени 600—800 млн. лет назад. Примитивные представители всех групп многоклеточных животных были небольшими лишенными скелета организмами. Продолжавшееся накопление кислорода в атмосфере и увеличение мощности озонового экрана к концу протерозоя позволили животным, как указано выше, увеличить размеры тела и приобрести скелет. Организмы получили возможность широко расселиться на малых глубинах различных водоемов, что повело к значительному повышению разнообразия форм жизни.

ГЛАВА 3. ЖИЗНЬ В ПАЛЕОЗОЙСКОЙ ЭРЕ

Итак, на рубеже протерозоя и палеозоя произошел кажущийся или действительный взрыв формообразования, который привел к появлению в палеонтологической летописи кембрийского периода представителей почти всех известных типов организмов. Палеозойская эра продолжалась свыше 300 млн. лет. В течение этого времени на Земле произошли значительные изменения физико-географических условий: рельефа суши и морского дна, общего соотношения площади материков и океанов, положения континентов, климата и многих других факторов. Эти изменения неизбежно должны были сказываться на развитии жизни. С краткого обзора условий, существовавших на Земле в палеозойской эре, мы и начнем эту главу.

АРЕНА ЖИЗНИ В ПАЛЕОЗОЕ

На протяжении палеозоя море неоднократно наступало на континент, заливая опускавшиеся участки континентальных платформ (морские трансгрессии), и вновь отступало (морские регрессии). Трансгрессии были характерны для начала кембрия, первой половины ордовика (когда была затоплена наибольшая за весь фанерозой часть современных континентов), раннего силура и девона; две крупные трансгрессии были в карбоне. Талассократические эпохи морских трансгрессий сменялись геократическими эпохами поднятия суши, сопровождавшегося горообразовательными процессами и морскими регрессиями (во второй половине кембрия, в конце ордовика, в самом начале и в конце

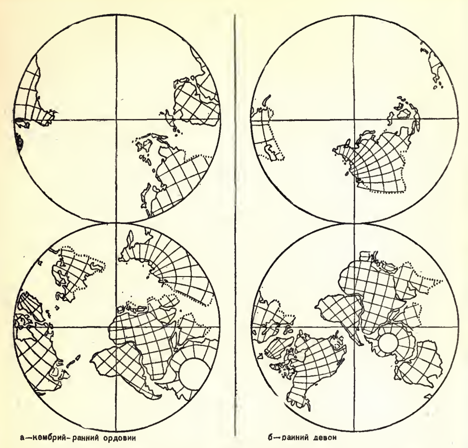
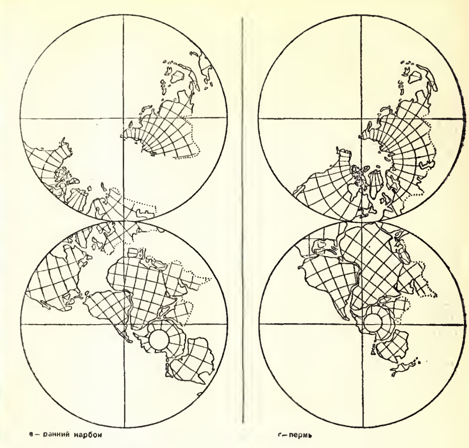


Рис. 11. Реконструкция расположения континентов и океанов в палеозое (по Вверху изображено северное, внизу — южное полушарие.

силурийского периода, в середине карбона и в пермском периоде). Мощные горные хребты поднялись в конце силура в Скандинавии, Шотландии, Гренландии, на востоке Северной Америки и в ряде других районов земного шара (так называемая Каледонская тектоно-магматическая эпоха); в каменноугольном и пермском периодах — в Средней Европе, на Урале и в Средней Азии, на севере Сибири, в Австралии и т. д. (Герцинская тектоно-магматическая эпоха).

Согласно классической точке зрения, которая берет начало в работах Ч. Лайеля, происходившие в геологической истории изменения границ суши и моря объясняются вертикальными смещениями участков земной коры. Однако ныне все большее признание получает так называемая концепция мобилизма — горизонтальных перемещений континентальных блоков (или дрейфа континентов), выдвинутая А. Вегенером в 1912 г. Современный вариант этой кон-



А. Смиту, Д. Брайдену, Г. Дрюри).

цепции (теория тектоники литосферных плит, или новая глобальная тектоника) основывается на глобальном синтезе результатов геолого-геофизических наблюдений и во многом отличается от взглядов А. Вегенера.

По современным геофизическим данным, астеносфера — верхний слой верхней мантии Земли, располагающийся на глубинах 60 — 250 км,— имеет пониженную вязкость. Предполагают, что в мантии существуют конвекционные потоки ее вещества, источником энергии для которых являются, вероятно, радиоактивный распад и гравитационная дифференциация вещества мантии (В. П. Кеонджян, А. С. Монин, 1975). Движение этих потоков (со скоростью нескольких сантиметров в год) в верхнем слое верхней мантии происходит в горизонтальной плоскости от областей подъема к областям опускания вещества мантии. В это движение вовлекаются литосферные плиты, как

бы плавающие в состоянии изостатического равновесия на поверхности астеносферы и служащие основанием для континентов. При столкновении континентальных плит их края деформируются с возникновением зон складчатости и проявлений магматизма. При столкновении континентальной и океанической плит последняя как бы подминается первой и растекается под ней в астеносфере [1]. Как указывал А. В. Пейве (1977), концепция мобилизма в ее современном виде не свободна от противоречий и, вероятно, еще подвергнется существенным перестройкам. Однако уже и теперь эта концепция дает удовлетворительное объяснение целому ряду как геологических, так и биологических проблем. К последним относятся, в частности, характерные особенности географического распространения животных и растений, а также некоторые исторические изменения фауны и флоры.

Согласно представлениям тектоники литосферных плит, положение и очертания материков и океанов в палеозое были совершенно иными, чем теперь. Палеогеографические реконструкции, выполненные различными учеными с использованием разных методов, довольно существенно различаются в деталях. Однако большинство авторов согласны в том, что в кембрии южные материки (Южная Америка, Африка, Австралия, Антарктида, а также полуостров Индостан) были объединены в суперконтинент, называемый Гондваной (рис. 11). Гондвана располагалась главным образом в южном полушарии, от полюса, находившегося в современной Северо-Западной Африке, до экватора. В основном в экваториальной зоне находились меньшие по размерам северные материки (Северо-Американский, Восточно-Европейский, Сибирский) и микроконтиненты (Среднеевропейский, Казахстанский и др.). Между ними и Гондваной был океан.

В ордовикском периоде северные континенты начинают постепенно сближаться друг с другом. В силуре и девоне Северо-Американский континент объединился с Восточно-Европейским, с образованием Евроамерики. Пояс каледонской складчатости в Северо-Западной Европе и восточной части Северной Америки сформировался при столкновении этих континентальных плит. В раннем карбоне сближение континентов продолжалось. Этому соответствовало возникновение поясов герцинской складчатости [2]. Процесс сближения континентов завершается во второй половине палеозоя (поздний карбон — ранняя пермь) образованием гигантского суперконтинента Пангеи, который протянулся от Южного полюса (сместившегося к этому времени в Антарктиду) далеко в северное полушарие. Северные материки образовали в составе Пангеи комплекс, получивший название Лавразии.

Перемещения континентальных плит, сопровождавшиеся изменениями рельефа суши и морского дна, обусловливали соответствующие изменения направлений морских течений и атмосферной цир-

---

[1] Подробнее см. в книге: Монин А. С. История Земли. Л., 1977.
[2] См.: Зоненшайн Л. П., Городницкий А. М. Палеоокеаны и движение континентов.— Природа, 1976, № 11, с. 74—83.

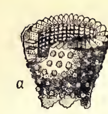
куляции. Сложные взаимодействия всех этих показателей определяли климатические изменения, которые могли иметь как местный, так и глобальный характер. Согласно Ч. Бруксу (1952), относительное увеличение площади суши в высоких широтах (особенно расположение полюса на суше) вызывает общее понижение температуры поверхности планеты, тогда как соответствующее увеличение площади суши в низких широтах (и расположение полюсов в океане) — повышение температуры.

В первой половине палеозойской эры на Земле господствовал в целом теплый климат: средняя температура поверхности Земли была сравнительно высокой, а перепад температур между полюсами и экватором невелик; климатическая зональность была выражена относительно слабо. Теплый период в конце палеозоя (начиная со второй половины карбона) сменился холодным, с более низкой средней температурой, резко выраженной климатической зональностью и значительной разницей температур между полюсами и экватором. Возможно, это связано с расположением в это время центральной части Гондваны в районе Южного полюса. В позднем карбоне и ранней перми мощный ледниковый щит покрывал Антарктиду, Австралию, Индию, южные части Африки и Южной Америки — это было время великого оледенения Гондваны. В верхнепалеозойских отложениях всех указанных регионов широко распространены тиллиты, представляющие собой ископаемые остатки древних ледниковых морен. В первой половине палеозоя тиллиты имели гораздо более ограниченное распространение; по-видимому, оледенение тогда затрагивало лишь приполярные районы (Северо-Западная Африка в ордовике, Аргентина в силуре и девоне). Северный полюс в палеозое находился в океане.

ЖИЗНЬ В МОРЯХ И ПРЕСНЫХ ВОДОЕМАХ ПАЛЕОЗОЯ

Вероятно, в кембрийском периоде основные проявления жизни, как и в докембрии, были сосредоточены в морях. Однако организмы уже заселили все разнообразие доступных в море местообитаний, вплоть до прибрежного мелководья, и, возможно, проникли и в пресные водоемы.

Водная флора была представлена большим разнообразием водорослей, основные группы которых возникли еще в протерозое. Начиная с позднего кембрия постепенно сокращается распространение строматолитов. В. П. Маслов отметил, что в палеозойских и мезозойских отложениях, содержащих строматолиты, обычно не встречаются остатки животных. Современные водоросли, образующие строматолиты, встречаются в специфических условиях: чаще всего в водоемах с переменным солевым режимом, неблагоприятным для жизни большинства животных. Возможно, начавшееся в палеозое сокращение распространения строматолитообразующих водорослей связано с появлением растительноядных животных, поедавших эти водоросли. А. Эдгорн (1977) высказал предположение, что это могли быть ка-



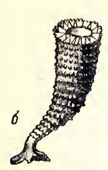




Рис. 12. Археоциаты (реконструкция И. Т. Журавлевой):
а — Lenocyathus; *б* — Kotuyicyathus»; *в* — Paranacyathus.

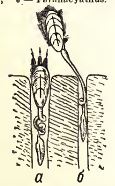


Рис. 13. Брахиопода Lingula:
а — в норке; *б* — высунувшаяся наружу. Стрелками показано направление потоков воды, вызванных работой мерцательного эпителия щупалец.

кие-то формы червей, следы жизнедеятельности которых он обнаружил среди раннекембрийских строматолитов.

Теплые моря кембрийского периода были обильно населены представителями различных групп животных. Наиболее богата была донная фауна неглубоких морей, прибрежных отмелей, заливов и лагун (нужно отметить, что во время морских трансгрессий мелководные местообитания различных типов получают очень широкое распространение). На морском дне жили разнообразнейшие прикрепленные животные: губки, археоциаты, кишечнополостные (одиночные и колониальные представители различных групп полипов), стебельчатые иглокожие, плеченогие и др. Большинство из них питалось различными микроорганизмами (простейшие, одноклеточные водоросли и т. п.), которых они различными способами отцеживали из воды. Такое фильтрационное питание было широко распространено среди древних животных, сохранилось оно и у многих современных групп. Некоторые колониальные организмы, обладавшие известковым скелетом, возводили на дне моря рифы, подобно современным коралловым полипам. В раннем палеозое это были гидроидные полипы строматопоры (подкласс Stromatoporoidea), древние коралловые полипы табуляты (подкласс Tabulata), мшанки (тип Bryozoa) и археоциаты (тип Archaeocyatha). Археоциаты — группа примитивных прикрепленных животных, широко распространенных в раннем кембрии, но полностью вымерших к концу силура. Археоциаты имели известковый скелет в виде своеобразного кубка (рис. 12), стенки которого пронизывали многочисленные поры. Размеры таких кубков

варьировали от нескольких миллиметров до 40 см. Снаружи кубок был одет мягкой оболочкой. По некоторым данным (А. Г. Вологдин, 1976), мягкие ткани внутри кубка имели губчатое строение, будучи пронизаны системой полостей.

Другие группы прикрепленных морских организмов, также пережившие пышный расцвет в палеозойской эре, сохранились до наших дней в лице немногочисленных видов. Таковы, например, стебельчатые иглокожие (подтип Pelmatozoa), представленные в палеозое семью классами, из которых до наших дней дожили лишь морские лилии (Crinoidea). Сходная судьба была и у плеченогих, или брахиопод (тип Brachiopoda),— своеобразных прикрепленных животных, снабженных двустворчатой раковиной (рис. 13) и внешне напоминающих двустворчатых моллюсков, но резко отличающихся от них внутренним строением. Раковина плеченогих имеет спинную и брюшную створки, а не две боковых, как у моллюсков. Замечательно, что с кембрийского периода до наших дней просуществовал род брахиопод лингула (Lingula), который, судя по раковине, сохранил строение практически без изменений в течение свыше 500 млн. лет. Это один из наиболее ярких и удивительных примеров эволюционного консерватизма.

С морским дном были тесно связаны и многие другие группы животных. Некоторые приспособились к роющей жизни в толще донных осадков (различные черви, в том числе полухордовые; эти животные не имели твердого скелета и не сохранились в палеонтологической летописи палеозоя, но, несомненно, возникли еще в докембрии).

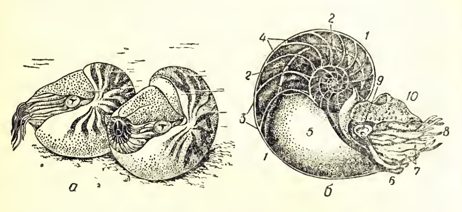
Среди водорослей и кораллов по морскому дну медленно ползали свободноживущие иглокожие (представители подтипа Eleutherozoa — морские звезды, офиуры, голотурии и др.) и моллюски, основные группы которых известны начиная с кембрия. Свободноживущие иглокожие возникли, вероятно, от прикрепленных предков, унаследовав от них внешнюю радиальную симметрию тела. Организация же моллюсков сложилась в процессе приспособления к питанию различными донными обрастаниями и остатками погибших организмов, пищей обильной и легко доступной. Такой способ питания не требовал большой подвижности. А для защиты мягкого тела у моллюсков развилась прочная и тяжелая раковина, еще более ограничившая их подвижность. Но одна из групп моллюсков, вопреки общей эволюционной тенденции своего типа к развитию малоподвижных донных форм, уже в кембрии сумела перейти к освоению свободного плавания. Это были первые головоногие — наутилоидеи, или кораблики (Nautiloidea), дожившие в лице единственного рода (Nautilus) до наших дней. Раковина корабликов (рис. 14) преобразовалась в гидростатический аппарат, позволяющий этим моллюскам изменять свою плавучесть, поднимаясь или опускаясь в толще воды без мышечных усилий. Раковина разделена поперечными перегородками на камеры (тело животного помещается в последней, самой большой из них). Перегородки пронизаны сифоном — длинным выростом тела животно-

го, в котором проходят кровеносные сосуды. Камеры раковины заполнены жидкостью, которая может посредством изменений осмотического давления всасываться в кровь и затем выводиться из организма через почки; средняя плотность раковины уменьшается, и моллюск всплывает. При погружении происходят обратные процессы. Раковины палеозойских наутилоидей имели спирально закрученную (как у современного кораблика) или простую коническую форму.

Активное плавание головоногих в толще воды происходит посредством выброса струи воды из мантийной полости через специальную воронку: животное движется реактивным способом. В девоне появились некоторые другие группы головоногих моллюсков, в

Рис. 14. Кораблик (Nautilus pompilius):

а — внешний вид; *б* — продольный распил раковины: *1* — раковина; *2* — сифон; *3* — септы; *4* — камеры; *5* — жилая камера; *6* — воронка; *7* — чехлы щупалец; *8* — щупальца; *9* — глаз; *10* — капюшон.



частности аммониты (Ammonoidea), имевшие спирально закрученную раковину. А в нижнем карбоне возникли первые представители высших головоногих, у которых раковина постепенно редуцировалась и оказалась заключенной внутри мягких тканей тела (подкласс внутреннераковинных — Endocochlia). Эти преобразования раковины были, вероятно, связаны с убыстрением активного плавания. Древнейшими внутреннераковинными головоногими были белемниты (Belemnitida), которые имели еще довольно большую удлиненно-коническую раковину (рис. 15), лишь прикрытую мантийной складкой тела. В ископаемом состоянии наиболее часто сохраняется ростральная часть раковины белемнитов (эти образования известны под народным названием «чертовы пальцы»). Аммониты и белемниты играли видную роль в морской фауне верхнего палеозоя и мезозоя.

В толще и на поверхности воды в морях обитали и другие животные. Более примитивные группы использовали пассивное плавание,

дрейфуя по течению и удерживаясь на поверхности с помощью специальных плавательных пузырей или «поплавков», заполненных газом. Таковы плавающие колониальные кишечнополостные сифонофоры (Siphonophora), живущие в морях и поныне. В первой половине палеозоя подобный образ жизни вели граптолиты (подтип Graptolithina типа полухордовых, рис. 16). Среди граптолитов были также псевдопланктонные виды, не имевшие поплавков и прикреплявшиеся к плавающим водорослям. Были и формы, неподвижно прикрепленные на морском дне. Граптолиты, появившиеся в кембрии, полностью вымерли в раннем карбоне (большинство видов граптолитов исчезло еще до конца силура).

В кембрийских морях обитали и столь высокоорганизованные животные, как членистоногие, представленные уже тремя обособленными подтипами: жабродышащими (Branchiata), хелицеровыми (Chelicerata) и трилобитами (Trilobita). Последний подтип — трилобиты (рис. 17) — чисто палеозойская группа, достигшая расцвета уже в раннем кембрии. В эту эпоху они составляли до 60% всей фауны и сохраняли свои позиции до середины ордовика, когда началось их угасание. Трилобиты окончательно вымерли к середине пермского периода. Для трилобитов характерно расчленение защищавшего тело спинного щита двумя продольными бороздами на 3 доли (отсюда и название подтипа). Эти членистоногие были чрезвычайно разнообразны. Их размеры варьировали от 1 до 75 см, хотя большинство не превышало 10 см. Трилобиты были в основном придонными животными. Они ползали по дну на членистых конечностях, состоявших каждая из двух ветвей, но могли, вероятно, и плавать

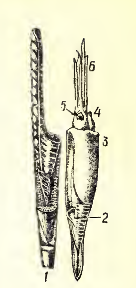


Рис. 15. Реконструкция строения белемнита:

1 — раковина; 2 — плавник; 3 — мантия; 4 — воронка; 5 — глаз; 6 — щупальца.

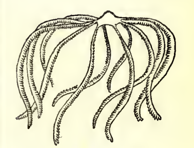
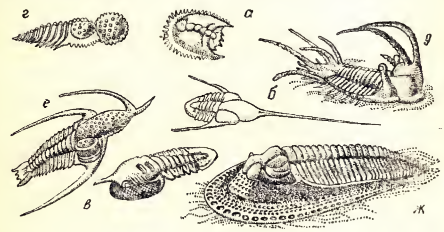


Рис. 16. Граптолит Lagonograptus (реконструкция А. М. Обута и С. А. Лопатиной).

в толще воды (среди трилобитов были даже формы, специализированные к плаванию), и зарываться в песок. По способу питания большинство трилобитов были, по-видимому, микрофагами, отцеживавшими из воды мелкий планктон или поедавшими ил.

Среди палеозойских водных членистоногих были и хищники, из которых особенно выделяются эвриптериды (отряд Eurypterida, принадлежащий к подтипу хелицеровых), родственные современным скорпионам, но достигавшие длины около 2 м (рис. 18). Это были самые крупные членистоногие, когда-либо существовавшие на Земле. Эвриптериды известны начиная с ордовика. Они достигли наибольшего расцвета в силуре и первой половине девона, но уже с середины девона число их видов начинает сокращаться. В ранней перми эти крупные хелицеровые исчезают. Возможно, судьба эвриптерид определилась тем, что примерно с середины девона в роли крупных водных хищников с ними начинают конкурировать различные группы хищных рыб.

Рис. 17. Трилобиты:
а — личинка Acantholoma; *б* — Lonchodomas; *в* — Symphysops; *г* — Staurocephalus; *д* — Ceratarges; *е* — Teratorhynchus; *ж* — Paraharpes (реконструкция Р. Юре; из Н. Н. Крамаренко, 1962).



Позвоночные (подтип Vertebrata типа хордовых) оказались лучше приспособленными к быстрому плаванию в толще воды. Проблема локомоции у древних позвоночных была решена принципиально иначе, чем у членистоногих. У позвоночных развитие внутреннего осевого скелета (хорды, а затем позвоночника) позволило использовать практически всю мускулатуру тела для создания силы поступательного движения посредством волнообразного изгибания тела и мощных ударов основного движителя—хвостового плавника. У членистоногих хитиновый наружный скелет не создавал таких предпо-

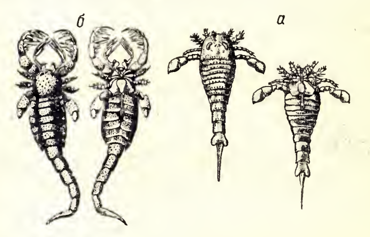
сылок, а многочисленные членистые конечности были приспособлены в первую очередь для движения по дну, их использование для плавания менее эффективно.

После развития челюстей позвоночные получили преимущество перед крупными членистоногими и в приспособлениях для нападения и защиты: внутренние челюсти позвоночных, расположенные в толще приводящих их в движение мышц, механически прочнее и надежнее, чем наружные хватательные приспособления и челюсти членистоногих, возникшие из членистых конечностей.

Благодаря этим преимуществам позвоночные быстро заняли доми-

Рис. 18. Эвриптериды:

а — Eurypterus; *б* — Mixopterus. Обе формы изображены со спинной (слева) и брюшной (справа) стороны (из Б. Б. Родендорфа, 1962).



нирующее положение среди активно плавающих (нектонных) животных с крупными размерами тела. Членистоногие оказались лучше приспособленными среди относительно мелких организмов: громадное большинство членистоногих имеет небольшие размеры. Зато в этой сфере членистоногие развили ни с чем не сравнимое разнообразие мелких форм, поражающее воображение как количеством видов (в современной фауне около 20 000 видов ракообразных, примерно 35 000 видов хелицеровых и свыше 950 000 видов трахейных, вымерших же форм существовало, несомненно, еще больше), так и колоссальной численностью и биомассой.

Позвоночные (Vertebrata) появляются в палеонтологической летописи начиная с нижнего ордовика [1]. Общие предки позвоночных

[1] В 1978 г. Д. Репецки описал остатки древнейших бесчелюстных позвоночных Anatolepis из верхнекембрийских отложений Северо-Восточного Вайоминга (США).

и низших хордовых (бесчерепных и оболочников) неизвестны; вероятно, эти животные еще не обладали твердым скелетом и имели мало шансов для успешной фоссилизации. О происхождении хордовых (тип Chordata) выдвигалось много различных гипотез (вплоть до совершенно невероятных предположений о возникновении этих животных от головоногих моллюсков или от членистоногих — общий план строения каждой из этих групп принципиально отличается от такового хордовых). Выше мы уже обсуждали происхождение всех вторичноротых животных, вероятными общими предками которых были олигомерные черви, близкие по организации к современным кишечнодышащим полухордовым (Hemichordata, Enteropneusta). От древних олигомерных червей возникли иглокожие и полухордовые, эволюция которых была связана с развитием приспособлений к жизни на морском дне. Эти животные вели прикрепленный или роющий образ жизни.

Напротив, непосредственные предки хордовых, вероятно, перешли к активному плаванию в толще воды. Приспособления к нектонному образу жизни создали предпосылки для дальнейшей прогрессивной эволюции этой группы. Активное плавание требовало усовершенствования нервной системы, рецепторов и локомоторной системы. С этим связано развитие метамерии мышц тела и возникновение уникального внутреннего скелета — хорды. Последняя представляет собой продольный опорный тяж, прочность которого основана на несжимаемости жидкого содержимого особых вакуолей (принцип гидроскелета). Кроме того, в хорде имеются сократимые волокна, подобные мышечным; их локальное сокращение повышает жесткость данного участка осевого скелета и способствует быстрому выпрямлению соответствующего сегмента тела. Это удивительное образование, объединяющее в себе свойства скелета и мышцы, возникает в онтогенезе низших хордовых как продольное выпячивание (эвагинация) из дорсальной стенки первичного кишечника между парой сходных продольных целомических карманов (рис. 10), которые затем метамеризуются, образуя так называемые сомиты мезодермы. Поэтому имеются основания предполагать, что хорда по происхождению представляет собой третий, непарный целомический карман, принявший на себя роль осевого гидроскелета, который обеспечил возможность эффективной работы мышц при плавании и рытье. Благодаря этому боковые целомические карманы у хордовых практически утратили примитивную гидроскелетную роль, образовав единую полость тела. В их стенках формируются метамерные скелетные мышцы и другие производные мезодермы. Таким образом, хорда, как и вся остальная мезодерма, имеет потенции к развитию опорных и сократимых (мышечных) структур.

А. Н. Северцов (1925), сопоставляя особенности организации разных подтипов хордовых и выбирая общие для всех групп признаки, которые можно истолковать как примитивные, обрисовал гипотетический облик древнейших хордовых животных, потомков олигомерных червей и предков позвоночных, бесчерепных и оболоч-

ников. Этих гипотетических протохордовых А. Н. Северцов назвал «примитивными бесчерепными» (Acrania primitiva), поскольку по общей совокупности признаков их организация, вероятно, была всего ближе к таковой современных бесчерепных (Acrania).

Согласно А. Н. Северцову, представители протохордовых, или примитивных бесчерепных, обладали билатерально-симметричным, сжатым с боков телом, без обособленной головы (рис. 19). Тело было снабжено спинным и хвостовым плавниками. Скелет был представлен хордой и соединительнотканными образованиями, в том числе миосептами, разделявшими метамерные мышцы. В отличие от современных бесчерепных у примитивных бесчерепных хорда не выступала за передний конец расположенной над ней нервной трубки. Пищеварительная система была устроена как у современных бесчерепных — ланцетников: большая глотка с эндостилем и наджаберной бороздой, ее боковые стенки пронизаны жаберными щелями (однако их было гораздо меньше, чем у ланцетников,— вероятно, порядка 15—20); глотка сзади переходила в короткий кишечник с печеночным выростом. Питание, вероятно, осуществлялось путем слизевой фильтрации (процеживание воды с содержащимися в ней пищевыми частицами через слизевой фильтр на жаберных щелях, образуемый деятельностью эндостиля и наджаберной борозды), которая характерна для всех низших хордовых, личинок низших позвоночных (миноги), а также для полухордовых. Не было атриальной полости, охватывающей снаружи область глотки у современных низших хордовых, приобретших это приспособление для защиты жаберных щелей при рытье (ланцетник) и прикрепленном образе жизни на морском дне (асцидии). Газообмен осуществлялся через поверхность тела. Кровеносная система была устроена подобно таковой ланцетника, а органов выделения, скорее всего, не было (поскольку таковые развиваются совершенно по-разному у позвоночных, бесчерепных и оболочников), и выделение экскретов осуществлялось диффузно.

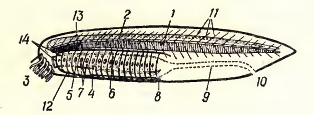
Вероятно, протохордовые возникли от олигомерных червей в самом конце протерозоя, а разветвление этого предкового ствола на филогенетические линии, ведущие к современным подтипам хордовых, могло произойти в кембрии.

Древнейшие позвоночные были рыбообразными животными, лишенными челюстей, с телом, защищенным в той или иной степени панцирем (рис. 20). Отсюда название этой группы — панцирные бесчелюстные (Ostracodermi). Их панцирь был образован крупными щитами и более мелкими щитками и пластинками, состоящими из трех слоев примитивных костных тканей (в том числе аспидина и дентина). Аспидиновые щитки снаружи были покрыты своеобразной шагренью из мелких зубчиков, образованных дентином и, вероятно, эмалью (подобной зубной).

Голову этих животных сверху и сбоку (а иногда и снизу) защищал сплошной головной щит с отверстиями для глаз, непарного органа обоняния и так называемого «теменного глаза» (светочувствительного дорсального придатка промежуточного мозга, игравшего у прими-

тивных позвоночных важную роль в регуляции различных функций организма в соответствии с суточным и годовым циклами и с уровнем освещенности внешней среды). Задняя часть тела была покрыта небольшими щитками, не препятствовавшими изгибанию этого отдела туловища и работе хвостового плавника. Последний имел так называемое гипоцеркальное строение: позвоночник продолжался в его нижнюю лопасть. При движениях такого плавника, помимо силы поступательного движения, возникала сила, направленная вниз и опускавшая хвостовой конец тела. Вероятно, это было связано с придонным образом жизни древнейших позвоночных. Настоящих пар-

Рис. 19. Примитивные бесчерепные (Acrania primitiva) (по А. Н. Северцову): *1* — хорда; *2* — нервная трубка; *3* — ротовое отверстие, *4* — глотка, *5* — эндостиль; *6* — наджаберная борозда; *7* — жаберные щели; *8* — печеночный вырост; *9* — кишечник; *10* — анальное отверстие; *11* — миомеры; *12* — брюшная аорта; *13* — спинная аорта; *14* — жаберные артерии.



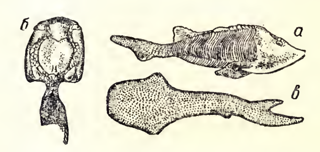
ных конечностей у панцирных бесчелюстных, видимо, еще не было, но по бокам тела позади головы имелась пара покрытых чешуями придатков или плавниковых складок.

Наличие у некоторых панцирных бесчелюстных хорошо окостеневшего черепа позволило скандинавским палеонтологам (Е. Стеншио, И. Киэр и др.), используя метод изготовления серийных шлифов (см. главу 1), выяснить ряд важных особенностей внутреннего строения этих животных. Оказалось, что многие признаки остракодерм поразительно сходны с соответствующими особенностями современных миног и миксин, принадлежащих к классу круглоротых (Cyclostomata). Помимо отсутствия челюстей, у панцирных бесчелюстных и круглоротых сходно строение жаберного аппарата (жаберные мешки, расположенные внутри решетки скелетных висцеральных дуг), непарного органа обоняния, внутреннего уха (имеющего лишь 2 полукружных канала), головного мозга и др. Однако

круглоротые, в отличие от своих палеозойских родственников, совершенно лишены костной ткани (их скелет представлен лишь хордой и хрящевыми элементами). В ископаемом состоянии круглоротые в связи с отсутствием костей почти неизвестны (за исключением остатков миног Mayomyzon, обнаруженных в среднекарбоновых отложениях Иллинойса в 1968 г.). Может быть, к предкам круглоротых близок Palaeospondylus — загадочная среднедевонская форма с хорошо сохранившимися позвоночником, черепом, напоминающим таковой круглоротых, и хвостовым плавником, но без всяких признаков наружного костного панциря. Современные круглоротые являются полупаразитами (миноги) и трупоедами (миксины). Панцирные бесчелюстные, по-видимому, питались илом или отцеживали из воды микропланктон с помощью слизевого фильтра на жаберных щелях (как и личинки современных миног). У некоторых остракодерм обнаружены следы структуры, сходной с эндостилем — железистым желобком на дне глотки, клетки которого выделяют слизь для слизевой фильтрации.

Рис. 20. Представители панцирных бесчелюстных (остракодерм):

а — Cephalaspis; *б* — Drepanaspis; *в* — Thelodus (реконструкции различных авторов, из А. Ш. Ромера, 1939).



Наличие хорошо окостеневшего скелета у раннепалеозойских панцирных бесчелюстных при отсутствии окостенений у круглоротых вызвало дискуссию о соотношении скелетных тканей в ходе эволюции и онтогенеза позвоночных. Ряд авторов (А. Н. Северцов, Д. В. Обручев и др.) аргументировали теорию, согласно которой древнейшие позвоночные не имели костного скелета (как современные круглоротые и хрящевые рыбы); их остатки не сохранились в палеонтологической летописи из-за отсутствия прочного ске-

лета. Костный скелет начал формироваться в покровах в виде отдельных «кожных зубов», подобных мелким плакоидным чешуям (такие зубообразные чешуи имеются у современных хрящевых рыб — акул и скатов). В дальнейшем происходило срастание этих чешуй друг с другом с образованием все более массивных комплексов. Из верхнесилурийских и девонских отложений известны остатки остракодерм (Thelodus, рис. 20), лишенных тяжелого костного панциря, но покрытых плакоидными чешуйками. Однако все известные древнейшие остракодермы (из ордовика и раннего силура) имели хорошо развитый костный скелет, как наружный, так (в некоторых случаях) и внутренний, причем плакоидные чешуйки образовывали наружный слой щитков панциря (см. выше). В связи с этим палеонтологи А. Ш. Ромер, Л. В. Хальстед и др. считают более вероятным, что элементы костного скелета появились у древнейших позвоночных по крайней мере столь же давно, как и хрящевые образования. В сущности, хрящ и кость представляют собой лишь крайние состояния скелетных тканей позвоночных, связанные промежуточными формами. Хрящ более пластичен, менее прочен, чем кость, и способен как к поверхностному, так и к внутреннему росту. Благодаря этому хрящ является идеальной эмбриональной скелетной тканью, а кость — лучшей основой скелета взрослых позвоночных.

В ходе эволюции позвоночных происходила активизация образа жизни (переход от придонной жизни к нектонной, от бенто- и планктонофагии к хищничеству). Это требовало облегчения тела от тяжкого бремени защитного панциря, характерного для примитивных остракодерм. Облегчение происходило по-разному: либо путем постепенного преобразования крупных щитов и щитков в гибкий и легкий чешуйный покров, либо посредством редукции костной основы с сохранением поверхностных плакоидных чешуй (телодонты, хрящевые рыбы) или с полной утратой и этих последних (круглоротые). Этот второй путь преобразований скелета (полная или частичная утрата костной ткани) был, очевидно, проще в отношении необходимых перестроек индивидуального развития (задержка онтогенеза скелета на эмбриональной стадии [1]) и мог осуществиться быстрее, чем более сложное постепенное преобразование скелетных структур, требовавшее существенных перестроек морфогенетических механизмов. В филогенезе позвоночных были испробованы все возможные варианты перестроек примитивного тяжелого скелета; судьба разных ветвей их эволюционного ствола сложилась различно. В конечном итоге наибольший успех выпал на долю тех групп позвоночных, которые избрали более медленный, но гораздо более перспективный путь усовершенствования костного скелета, а не отказались от него полностью.

Остракодермы пережили расцвет в силуре и первой половине девона; к концу девона панцирные бесчелюстные вымирают, вытеснен-

[1] Такой путь филогенетических изменений, называемый фетализацией, довольно широко распространен.

ные более прогрессивными группами позвоночных, относящимися к эволюционному стволу челюстноротых (Gnathostomata). Челюстноротые появились в палеонтологической летописи в позднем силуре (остатки древнейших рыб из группы акантодий — Acanthodii); в девоне существовали уже разнообразные группы всех классов рыб. Их общие предки пока остаются неизвестными; некоторые палеонтологи (Л. Хальстед, 1973) допускают возможность происхождения челюстноротых от примитивных остракодерм из группы разнощитковых (Heterostraci), которые не имели ряда специфических особенностей бесчелюстных (непарная обонятельная капсула, смещение обонятельных отверстий на спинную сторону головы, энтодермальные жаберные мешки и др.). Расхождение филогенетических стволов позвоночных, ведущих к бесчелюстным (Agnatha: классы Ostracodermi и Cyclostomata) и челюстноротым (Gnathostomata: все остальные классы позвоночных), произошло, вероятно, уже в позднем ордовике или раннем силуре.

Основные эволюционные достижения челюстноротых, обеспечившие им преобладание над бесчелюстными, включают развитие челюстей, настоящих парных конечностей и усовершенствование жаберного аппарата. У челюстноротых возникли жабры эктодермального происхождения (в отличие от энтодермальных жаберных мешков бесчелюстных), расположенные снаружи от скелета висцеральных (жаберных) дуг. Жаберные дуги расчленились на подвижные относительно друг друга отделы (рис. 21), так что каждая дуга могла складываться, как гармошка, и затем вновь расправляться с помощью сокращения специальных мышц. В результате возник эффек-

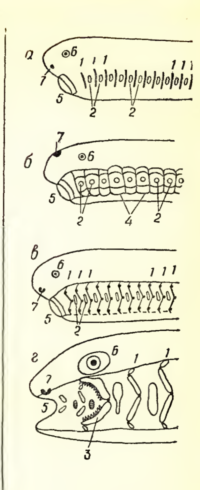
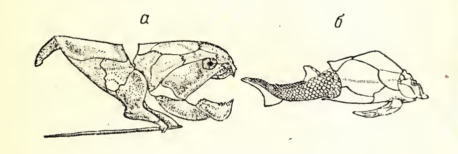


Рис. 21. Происхождение челюстей (по А. Н. Северцову):

а — протокраниоты (гипотетические предки позвоночных); *б* — гипотетические предки бесчелюстных; *в* — гипотетические предки челюстноротых; *г* — развитие челюстей у первичных челюстноротых; *1* — висцеральные (жаберные) дуги; *2* — жаберные щели; *3* — челюстная дуга; *4* — жаберная решетка; *5* — ротовое отверстие; *6* — глаз; *7* — орган обоняния.

тивный всасывательно-нагнетательный жаберный насос, позволивший значительно усилить поток воды, омывающий жабры. Одновременно возникли предпосылки (преадаптации[1]) для использования передних жаберных дуг при схватывании и удержании добычи, т. е. в роли челюстей. Вероятно, челюсти развились на уровне третьей—пятой жаберных дуг. Самые передние висцеральные дуги, работавшие у древнейших остракодерм, по мнению К. С. Томсона, как примитивный нагнетательный жаберный насос, вошли у челюстноротых в состав мозговой коробки (образовав ее трабекулярную, или прехордальную, часть). У бесчелюстных также возник насос для вентиляции жабр, но устроен он совершенно иначе (и работает ме-

Рис. 22. Панцирные рыбы (плакодермы):
а — панцирь Dinichthys; *б* — Pterichthys (из А. Ш. Ромера).

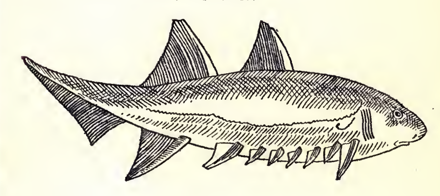


нее эффективно), чем у челюстноротых: хрящевые жаберные дуги объединились продольными тяжами в единую решетку (рис. 21), сжимаемую мышцами как целое и затем расправляющуюся за счет эластичности хряща. В такой конструкции нет преадаптаций для развития челюстей. Весьма вероятно, что их отсутствие сыграло немаловажную роль в вымирании остракодерм, оказавшихся неспособными выдержать «пресс» со стороны активных хищников — челюстноротых. Современные бесчелюстные (круглоротые) насчитывают всего лишь около 50 видов против примерно 20 000 видов различных групп рыб.

[1] Под преадаптациями понимаются такие особенности организма или органа, которые имеют приспособительную ценность для еще не осуществленных форм взаимоотношений организма и среды или для еще не приобретенных органами функций (см. «Заключение»).

Древнейшие представители всех групп рыб, обитавшие в морях и пресных водоемах раннего и среднего девона, были, как и остракодермы, одеты более или менее сильно развитым костным панцирем, особенно мощным у так называемых панцирных рыб — плакодерм (класс Placodermi). Панцирь плакодерм (рис. 22) состоял из двух подвижно сочлененных друг с другом частей, одна из которых защищала голову, а другая — переднюю часть туловища. У некоторых плакодерм (отряд антиарх — Antiarchi) костные щитки одевали снаружи и подвижные придатки, располагавшиеся по бокам передней части туловища (возможно, они гомологичны передним конечностям других челюстноротых).

Рис. 23. Акантодия Climatius (по Тракуэйру).



У плакодерм не было настоящих зубов; их заменяли острые бивнеобразные выступы челюстных костей (у других групп челюстноротых зубы возникли из плакоидных чешуй кожного панциря, переместившихся по краям рта на челюсти). Среди плакодерм были мелкие придонные формы, вероятно, конкурировавшие с остракодермами, и крупные хищники, примером которых может служить позднедевонская динихтис (Dinichthys), у которой лишь одетая панцирем передняя часть тела имела длину около 3,2 м. Плакодермы вымерли в раннем карбоне, уступив место более прогрессивным группам рыб.

Другой примитивной группой палеозойских рыб были акантодии (Acanthodii), которых некоторые исследователи рассматривают как отряд класса хрящевых рыб (Chondrichthyes), другие же считают особым классом позвоночных. Тело акантодий покрывали многочисленные костные пластинки и крупные чешуи; имелись окостенения и во

внутреннем скелете. Для акантодий характерно сохранение ряда очень примитивных особенностей. У них еще не установилось обычное для большинства позвоночных число пар конечностей: по бокам тела (рис. 23) тянулся ряд плавников (до 7 пар), возникших, вероятно, в результате дифференциации первоначально цельных плавниковых складок. В дальнейшем средние плавники в этом ряду, расположенные ближе к центру тяжести тела и поэтому малоэффективные и как рули глубины, и как стабилизаторы движения, подверглись редукции, так что сохранились лишь передняя и задняя пары. Челюсти у акантодий были связаны с черепом без участия следующей висцеральной дуги (подъязычной). Такое состояние, называемое протостилией, также очень примитивно; у всех остальных рыб верхний элемент подъязычной дуги (гиомандибулярный) используется как подвесок для укрепления области челюстного сустава. Акантодии обитали в пресных и морских водоемах с позднего силура до середины пермского периода, когда эта древняя группа подверглась вымиранию.

Остатки представителей многих групп примитивных позвоночных встречаются в отложениях пресных водоемов или солоноватоводных эстуариев, мелких лагун и прибрежных морских отмелей. Это побудило некоторых палеонтологов (А. Ш. Ромер, К. С. Томсон и др.) высказать предположение о пресноводном происхождении позвоночных и вторичном вселении различных групп в море в середине палеозоя.

В первой половине девона существовали уже и представители всех подклассов костных рыб (класс Osteichthyes): лучеперых (Actinopterygii), двоякодышащих (Dipnoi) и кистеперых (Crossopterygii). Первая группа, эволюция которой была в основном связана с освоением всей толщи открытой воды в пресных водоемах и в морях, в палеозое была относительно малочисленна, но достигла расцвета в мезозойской эре и остается в лице высших своих представителей (Teleostei) доминирующей среди рыб и в наше время. Оба других подкласса, объединяемые в группу хоановых рыб (Choanichthyes), сформировались во внутриконтинентальных пресных водоемах типа обширных мелководных озер, хорошо прогреваемых солнцем, обильно заросших водной растительностью и отчасти заболоченных. В воде таких озер из-за гниения растений нередко возникал дефицит кислорода. Такой тип водных местообитаний был широко распространен на низменных континентах в девоне и первой половине карбона. Это время и было «золотым веком» хоановых рыб, приобретших ряд важных приспособлений к жизни в таких водоемах. Важнейшим из них было развитие легких[1] — дополнительного органа дыхания, позволявшего использовать кислород воздуха при его недостатке в воде. Легкие представляют собой слепые мешковидные выпячива-

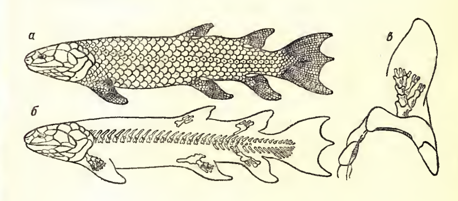
[1] Вероятно, орган, соответствующий легким, возник очень рано в эволюции костных рыб. Его гомологом у актиноптеригий является плавательный пузырь, служащий гидростатическим аппаратом, но используемый более примитивными лучеперыми и как легкое. По некоторым данным, этот орган мог возникнуть еще у примитивных челюстноротых, общих предков плакодерм, хрящевых и костных рыб.

ния от дна самой задней части глотки, куда рыба через рот «заглатывает» воздух, используя для этого жаберный насос.

Хоановые рыбы вели в основном придонный, скрытный образ жизни, охотясь в гуще растительности. Кистеперые (рис. 24) были хищниками, подстерегавшими добычу в укрытиях, а двоякодышащие приспособились к питанию малоподвижными животными с твердыми панцирями (моллюски, ракообразные). Для передвижения у дна водоемов плавники хоановых рыб приобрели особое строение: наружная, «рулевая» лопасть, составленная тонкими плавниковыми лучами, редуцировалась, зато был сильно развит их внутренний

Рис. 24. Кистеперая рыба Eusthenopteron:

а — реконструкция внешнего вида; *б* — скелет; *в* — передняя конечность (из И. И. Шмальгаузена, 1964).



костный скелет (базальные и радиальные элементы), выдвинутый из тела вместе с мышцами, образуя мясистую лопасть в основании плавника. Такой тип плавников, называемый саркоптеригием, позволял рыбе переползать по дну, скрываясь среди растений.

Для ориентации в подводных зарослях большую роль приобретает обоняние. Чтобы обеспечить постоянный обмен воды в органе обоняния, одно из двух обонятельных отверстий (ноздрей), ведущих у рыб в каждый обонятельный мешок, перемещается под верхнюю челюсть и открывается в ротовую полость, становясь внутренней ноздрей, или хоаной (отсюда название «хоановые рыбы»). Хоаны позволяют вентилировать орган обоняния, используя изменения давления в ротоглоточной полости, возникающие при работе жаберных крышек в процессе дыхательной вентиляции.

Кистеперые рыбы были очень многочисленны в пресных водоемах в девоне и начале карбона, но уменьшение распространения их

местообитаний при усилении горообразовательных процессов и общем повышении уровня материков постепенно привело к упадку этой группы. Одна из линий эволюции кистеперых рыб — целаканты (Coelacanthiformes) — вторично перешла к жизни в море, и единственный вид этой группы — латимерия (Latimeria chalumnae) — сохранился до нашего времени в водах Мозамбикского пролива в районе Коморских островов.

Двоякодышащие и в палеозое не были столь широко распространены, как кистеперые; ныне в пресных, иногда пересыхающих водоемах тропиков еще существуют 6 видов этой группы, относящихся к 3 родам: Neoceratodus в Австралии, Protopterus в Африке и Lepidosiren в Южной Америке. Замечательно, что ареал (область географического распространения) всех современных хоановых рыб соответствует разобщенным частям Гондваны (см. выше).

ОСВОЕНИЕ СУШИ

Согласно расчетам Л. Беркнера и Л. Маршалла (см. главу 2), освоение организмами суши как среды обитания могло начаться во второй половине ордовикского периода, когда содержание кислорода в земной атмосфере достигло 0,1 от современного. Действительно, первые вполне достоверные остатки наземных организмов известны начиная с силура [1]. Вероятно, заселение безжизненных прежде материков было длительным процессом, развивавшимся в течение нескольких десятков миллионов лет, на протяжении ордовика, силура и девона.

Пионерами на суше были, несомненно, растения, сначала заселившие мелководья у морских побережий и пресные водоемы, а затем постепенно осваивавшие влажные местообитания на берегах. Древнейшими представителями этой «земноводной» флоры были псилофиты (Psilophyta) — невысокие травянистые или кустарникообразные растения (рис. 25), еще не имевшие настоящих корней, с мелкими листочками и органами бесполого размножения (спорангиями) на концах дихотомически разветвленных побегов. В их древесине уже имелись примитивные сосудистые образования — трахеиды. Псилофиты известны начиная с позднего силура и достигли расцвета в раннем и среднем девоне.

Заселение суши растениями положило начало почвообразованию с обогащением минеральных субстратов органическими веществами. К этому времени (силур — девон) относится и возникновение наиболее древних толщ горючих ископаемых, образующихся при неполном разложении скоплений растительных остатков.

---

[1] Нужно отметить, что имеются некоторые данные и о более древних наземных организмах (например, находки в среднекембрийских отложениях остатков спор, которые могли принадлежать наземным растениям, или остатков животного Aysheaia pedunculata, интерпретируемого как древнейший представитель наземной группы Onychophora).

Вероятно, в самом раннем девоне (а может быть, даже в позднем силуре) от псилофитов возникли другие группы наземных сосудистых растений: плаунообразные (Lycopsida), членистостебельные, или хвощевые (Sphenopsida), и папоротникообразные (Pteropsida). Представители этих групп, лучше приспособленные к жизни на суше, в позднем девоне повсеместно вытеснили псилофитов и сформировали первую настоящую наземную флору, включавшую и древовидные растения. Эту флору называют «археоптерисовой» по широко представленным в ней видам папоротников Archaeopteris. К этому времени относится и появление первых голосеменных (Gymnospermae), возникших от древних разноспоровых папоротников и еще сохранивших внешний облик древовидных папоротникообразных (птеридоспермы, или семенные папоротники,— Pteridospermae).

В процессе приспособления к жизни на суше у растений совершенствовались вегетативные органы, в которых дифференцировались различные ткани: покровные, защищавшие растение от избыточного испарения и повреждений; механические (опорные), особенно важные в условиях возросшей в воздушной среде силы тяжести, и проводящие, обеспечивавшие транспорт веществ между разными органами. Особо сложной для растений на суше стала проблема осуществления полового процесса: в воде подвижные мужские гаметы легко достигали яйцеклеток, тогда как в воздушной среде при неподвижности растений встреча гамет невозможна без специальных приспособлений, обеспечивающих их перенос от одного растения к другому. У выс-

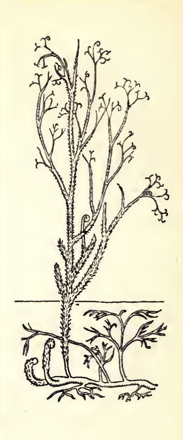


Рис. 25. Псилофит Asteroxylon (реконструкция Р. Крейзеля и Г. Вейланда).

ших наземных растений такие приспособления сформировались из гаплоидного поколения (гаметофита), которое редуцируется до одной — нескольких клеток (пыльца семенных растений). Диплоидное поколение (спорофит) становится основным в жизненном цикле. Противоположное соотношение этих поколений в жизненном цикле (с преобладанием гаметофита) имеется лишь у мхов (Bryophyta), что, вероятно, решающим образом ограничило эволюционные возможности этой группы в освоении суши: мхи выживают лишь в условиях достаточно высокой влажности и тесно связаны с субстратом.

Во влажном и теплом климате, характерном для первой половины каменноугольного периода, широкое распространение получила

Рис. 26. Лесной ландшафт карбона (по З. Буриану).

Слева на переднем плане каламиты, за ними — сигиллярии, правее на переднем плане семенной папоротник, вдали в центре — древовидный папоротник, справа — лепидодендроны.



обильная наземная флора, имевшая характер густых влажных тропических лесов (рис. 26). Среди древовидных растений выделялись представители плаунообразных—лепидодендроны (Lepidodendraceae), достигавшие в высоту 40 м и в диаметре до 2 м у основания, и сигиллярии (Sigillariaceae), достигавшие 30-метровой высоты. Стволы этих деревьев были покрыты характерным рельефным узором, образованным следами отпавших листьев (у взрослых деревьев листья сохранялись лишь в высокой кроне, где ствол дихотомически ветвился). Среди этих гигантов палеозойского леса высились и хвощеобразные пирамидальные каламиты (Calamitales) с членистым стеблем и мутовками мелких жестких листьев. Очень обильны были различные папоротники, как ползучие, так и древовидные, хотя и не достигавшие такой высоты, как плаунообразные, и составлявшие второй ярус лесной растительности и подлесок. Голосеменные были пред-

ставлены разнообразными птеридоспермами, а также новой группой — кордаитами (Cordaitales). Кордаиты были высокими деревьями, стволы которых напоминали таковые знакомых нам хвойных, но высоко расположенные кроны были образованы крупными (длиной до 1 м) ланцетообразными или лентовидными листьями. В древесине всех этих деревьев не имелось годичных колец, что говорит об отсутствии четко выраженной сезонности климата.

Наличие густых лесов тропического характера вдоль морских побережий, изрезанных лагунами, пересеченных дельтами рек и на больших территориях заболоченных, создавало предпосылки для интенсивного углеобразования. Мощные толщи каменных углей, сформировавшиеся в это время в разных районах земного шара (в СССР это угли Донбасса, Подмосковного бассейна, Среднего Урала, нижние пласты углей в Кузбассе), дали название каменноугольному периоду.

По мере заселения суши растениями появились предпосылки для освоения наземной среды обитания животными. Скорее всего, первыми среди них были какие-то мелкие растительноядные формы, существовавшие в силурийском периоде, но не оставившие следов в палеонтологической летописи (во всяком случае, их остатков пока не обнаружено). Как отметил М. С. Гиляров (1971), для многих групп беспозвоночных животных освоение суши началось с использования почвы как промежуточной среды обитания, в которой многие условия (повышенная влажность, степень плотности субстрата) были в какой-то мере близки к таковым водной среды. В почве можно использовать многие приспособления, сложившиеся в водной среде, при относительно небольшой их модификации (локомоторный аппарат, органы дыхания и др.). Вероятно, этим путем на сушу из водоемов проникли различные группы червей, которые в основном и остались почвенными обитателями, и членистоногих. Жизнь в почве и разнообразных близких к ней местообитаниях характерна для наиболее примитивных современных групп наземных беспозвоночных (онихофоры, многоножки, низшие насекомые — аптериготы, многие паукообразные).

Приспособление животных к жизни на суше требовало, во-первых, совершенствования локомоторного аппарата, который должен обеспечивать передвижение в условиях возросшей по сравнению с водой силы тяжести; во-вторых, развития органов дыхания, способных усваивать кислород воздуха и избавлять организм от углекислого газа; в-третьих, формирования приспособлений, препятствующих гибели организма от обезвоживания, очень опасного в сухом воздухе (при жизни в почве эти последние приспособления еще не требуются). Они включают развитие таких покровов тела, которые максимально снижают потери воды с испарением (эпикутикула у членистоногих), а также совершенствование органов выделения, которые должны выводить из организма экскреты в малотоксичной и концентрированной, т. е. предельно обезвоженной, форме. У водных животных чаще всего конечным продуктом азотистого обмена является аммиак, ядовитый и требующий для своего растворения и раз-

бавления значительного количества воды; у наземных форм из организма выводятся такие вещества, как мочевина, мочевая кислота, гуанин и др.

Очень сходные приспособления к наземной жизни формировались независимо и как бы параллельно у многих обособленных эволюционных стволов: в типе членистоногих, например у нескольких самостоятельных линий среди хелицеровых (скорпионы, пауки, сольпуги, клещи) и у трахейных (многоножки и насекомые). Отметим попутно, что и указанные выше приспособления растений к наземности формировались параллельно в разных группах (плаунообразные, членистостебельные, папоротникообразные). Параллельная эволюция вообще чрезвычайно широко распространена в природе; сущность этого интересного явления будет рассмотрена нами ниже.

Вероятно, освоение суши животными началось уже в раннем силуре, хотя из силура пока почти неизвестно ископаемых остатков наземных животных, за исключением скорпиона Palaeophonus из силурийских отложений Англии[1]. Из девона известны представители уже нескольких групп наземных членистоногих: палеозойская группа панцирных пауков (Soluta), клещи (Acaromorpha) и низшие первичнобескрылые насекомые (Apterygota). Несомненно, разнообразие наземных беспозвоночных в девонском периоде было значительно бо́льшим, чем это представляется по дошедшим до нас скудным ископаемым остаткам. Так, многоножки (примитивнейшая группа трахейных членистоногих) известны лишь начиная с позднего карбона, но, несомненно, они существовали уже в первой половине девона.

Во второй половине раннекарбоновой эпохи появились наделенные крыльями высшие насекомые, принадлежащие к подклассу Pterygota. Вероятно, предки крылатых насекомых перешли к лазающей жизни на стволах и в кронах деревьев. Для облегчения планирования при падениях и прыжках у этих животных служили боковые уплощенные выступы стенки тела на грудных сегментах. Из этих неподвижных придатков в процессе длительной приспособительной эволюции естественный отбор сформировал удивительный в своем совершенстве летательный аппарат. Первоначально крылья имелись на всех трех сегментах груди (рис. 27), причем первая пара еще сохраняла примитивное строение в виде неподвижных плоскостей. У большинства известных групп насекомых эта передняя пара крыльев утрачена. К концу карбона уже существовали разнообразные группы летающих насекомых, некоторые из них дожили до современности (стрекозы, поденки, тараканы, прямокрылые, равнокрылые, скорпионницы). В палеозое насекомые были единственными летающими животными. Некоторые виды стрекоз тогда достигали крупных размеров (до 1 м в размахе крыльев).

Разнообразие наземных беспозвоночных в карбоне было дополнено появлением растительноядных брюхоногих моллюсков из группы легочных (Pulmonata), дышащих воздухом.

---

[1] По мнению некоторых авторов, Palaeophonus обитал еще в водной среде.

Вслед за беспозвоночными к освоению наземной среды обитания приступили и позвоночные. Их выход на сушу мог осуществиться лишь после появления там соответствующей пищевой базы (достаточно обильной фауны наземных беспозвоночных). Эти крупные животные не могли использовать почву как промежуточную среду между водой и сушей. Поэтому освоение суши позвоночными могло происходить только в условиях влажного и теплого климата, наиболее благоприятного для животных, физиология которых во многом еще подобна таковой рыб. С другой стороны, комплекс необходимых основных предпосылок (преадаптаций) для перехода к наземной жизни должен был сформироваться у предков наземных позвоночных еще во время обитания в водоемах.

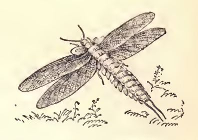


Рис. 27. Палеодиктиоптера (Palaeodictyoptera).

Как мы уже упоминали выше, на низменных плоских материках девона были широко распространены мелкие водоемы с неустойчивым гидрологическим режимом, с изменчивыми очертаниями, связанные протоками друг с другом и с речными системами, густо заросшие водной растительностью и частично заболоченные. В этих теплых, обильных растительной пищей водоемах, несомненно, существовала богатая фауна, включавшая разнообразных пресноводных беспозвоночных и рыб. Самыми крупными их обитателями были хоановые рыбы. Среди них двоякодышащие приспособились к питанию моллюсками, ракообразными и другими беспозвоночными; твердые раковины и панцири добычи рыбы раздавливали крупными гребенчатыми зубами. Такой тип питания не требовал большой подвижности и совершенствования нервных реакций животного. Парные плавники (саркоптеригии) у двоякодышащих довольно тонкие, их скелет образован средним продольным рядом базальных элементов, по обе стороны от которого «елочкой» отходят меньшие радиальные элементы. Такие конечности не могут дать достаточную опору тяжелому телу на суше, и современные двоякодышащие никогда не покидают водоемов, даже при их полном пересыхании; засуху они переживают, зарывшись в ил на дне водоема.

Кистеперые рыбы были хищниками, подстерегавшими добычу, скрываясь в зарослях и внезапно бросаясь на нее из засады. Такой способ охоты требовал развития мощной мускулатуры тела, конечностей и челюстного аппарата (кистеперые питались относительно крупной добычей, в первую очередь, вероятно, различными рыбами) Череп кистеперых рыб имел особое приспособление, позволявшее надежно удерживать крупную бьющуюся добычу, как бы прилаживая к ней челюсти. Это достигалось подвижностью передней части черепа, которая могла поворачиваться вместе с верхней челюстью относительно задней части мозговой коробки (так называемый кинетизм черепа)

Парные конечности у кистеперых рыб имели прочный и одновременно гибкий внутренний скелет, причем с поясом конечностей сочленялась одна крупная проксимальная кость, затем следовал второй отдел из двух параллельных костей, а далее располагались многочисленные мелкие косточки (рис. 24). Снабженные мощной мускулатурой, саркоптеригии кистеперых, вероятно, позволяли им не только скрытно передвигаться среди зарослей по дну водоема, но и выбираться на самое мелководье, проползать по мелким протокам из одного водоема в другой. Такие конечности вместе с легкими и некоторыми другими особенностями организации кистеперых рыб (в частности, преобразованиями кровеносной системы, позволившими направлять артериальную кровь из легких в голову через сердце, обособленную вентральную часть брюшной аорты и передние жаберные артерии) сформировали комплекс преадаптаций, который позволил некоторым филетическим линиям кистеперых перейти к использованию новой кормовой базы — обильной фауны беспозвоночных, обитавших на мелководье, на прибрежных «амфибиотических» растениях и по берегам водоемов. Это направление приспособительной эволюции вело дальше к освоению суши с ее бурно развивавшейся флорой и фауной, в составе которой еще не было крупных хищников. Эту экологическую нишу и заняли наземные позвоночные.

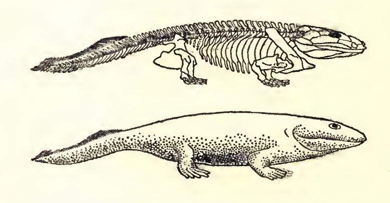
Отметим, что приспособления к наземности параллельно развивались у нескольких линий эволюции кистеперых рыб (Э. И. Воробьева, 1972, 1976). В связи с этим Э. Ярвик выдвинул гипотезу о дифилетическом происхождении наземных позвоночных от двух разных групп кистеперых рыб (Osteolepiformes и Porolepiformes). Однако некоторые ученые (А. Ш. Ромер, И. И. Шмальгаузен, К. С. Томсон, Э. И. Воробьева и др.) подвергли аргументы Э. Ярвика серьезной критике. Ныне большинство авторов считает более вероятным монофилетическое происхождение тетрапод от остеолепиформных кистеперых, хотя при этом допускается возможность так называемой парафилии, т. е. достижения уровня организации земноводных несколькими близко родственными филетическими линиями остеолепиформных рыб, эволюционировавшими параллельно.

Наиболее древние представители земноводных (класс Amphibia)— ихтиостеги (Ichthyostegalia, рис. 28) — известны из верхнедевонских отложений Гренландии. Их строение было детально исследовано Э. Ярвиком. Ихтиостеги были довольно крупными животными (длиной свыше 80 см), имевшими уже хорошо развитые пятипалые конечности наземного типа, с помощью которых они, несомненно, могли переползать по суше [1]. Однако значительную часть жизни ихтиостеги, вероятно, проводили в водоемах, будучи, по удачному выражению Э. Ярвика, «четвероногими рыбами». Об этом говорит наличие у них

[1] Недавно в верхнедевонских отложениях Виктории (Австралия) были обнаружены наиболее древние ископаемые следы, оставленные тетраподами (Д. Уоррен, Н. Уэйкфильд, 1972).

настоящего хвостового плавника, напоминающего хвост хоановых рыб, а также сохранение во взрослом состоянии сейсмосенсорных рецепторов («боковая линия» — органы чувств, функционирующие только в водной среде, воспринимая инфразвуковые колебания и электромагнитные поля). Каналы сейсмосенсорных рецепторов были обнаружены на костях черепа ихтиостег. В их черепе сохранялись рудименты костей жаберной крышки (И. И. Шмальгаузен допускал возможность наличия у ихтиостег и внутренних жабр, укрепленных на хрящевых жаберных дугах). Тело было покрыто мелкими костными чешуйками.

Рис. 28. Ихтиостега (Ichthyostega) (по Э. Ярвику).



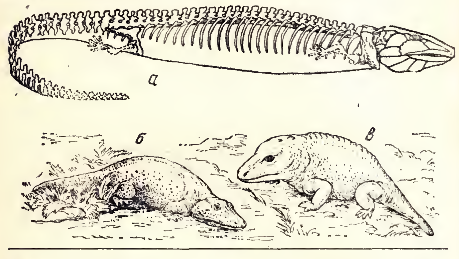
Вероятно, древнейшие земноводные, подобные ихтиостегам, в водной среде не имели никаких преимуществ перед многочисленными и разнообразными кистеперыми рыбами. Более того, парные конечности наземного типа не могли эффективно работать при плавании в роли рулей глубины, как соответствующие плавники рыб, снабженные наружной лопастью из плавниковых лучей. Преимущества пятипалых конечностей проявлялись лишь в наиболее мелких участках водоемов и на суше. Скорее всего, между кистеперыми рыбами и их потомками — земноводными — в девоне существовала острая конкуренция, которая должна была способствовать расхождению этих групп в разные экологические ниши: кистеперые рыбы доминировали в водоемах, а земноводные занимали промежуточные местообитания между водой и сушей — мелкие прибрежные участки водоемов, где свободное плавание было затруднено, заболоченные районы, области с избыточной влажностью на суше. Несколько забегая вперед, отметим,

что этот тип местообитаний, пограничных и промежуточных между водой и сушей, остался и впоследствии наиболее благоприятной для земноводных экологической зоной, где эта группа сохранила свои преимущества и перед рыбами, и перед более совершенными наземными группами тетрапод.

В карбоне начинается расцвет древних амфибий, представленных в позднем палеозое большим разнообразием форм (рис. 29), которых условно объединяют под названием стегоцефалов, т. е. «покрытоголовых». Этот термин, не имеющий ныне таксономического значения, подчеркивает характерную особенность данных животных,

Рис. 29. Представители стегоцефалов:

а — Pteroplax (Eogyrinus); б — Eryops; в — Cacops (реконструкции Д. Уотсона, В. Грегори и Е. Кольберта, Е. Олсона).



голова которых сверху и с боков была защищена унаследованным от рыб сплошным костным панцирем (так называемый стегальный череп), пронизанным лишь отверстиями ноздрей, глазниц и «теменного глаза» (см. выше).

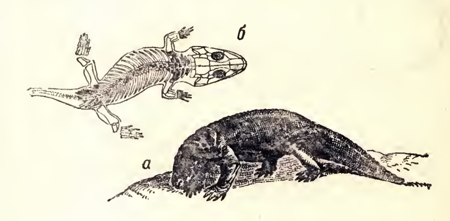
Наиболее известной из групп стегоцефалов являются лабиринтодонты (Labyrinthodontia), к числу которых принадлежат и ихтиостеги. Их название связано с любопытной особенностью строения зубов, также унаследованной от кистеперых рыб: эмаль и дентин образовывали многочисленные складки, так что на поперечном шлифе возникала картина, напоминающая лабиринт.

Лабиринтодонты в позднем палеозое были одной из наиболее распространенных и обильных видами групп позвоночных. К ним принадлежали и мелкие и крупные (длиной более 1,5 м) формы. В карбоне преобладали виды со слабо развитыми конечностями и длинным телом, которые, вероятно, обитали в многочисленных тогда

болотах. В пермское время появились крупные крокодилообразные стегоцефалы с большой уплощенной головой (подобные эриопсу — Eryops), а также мелкие виды с лучше развитыми конечностями и укороченными туловищем и хвостом (Cacops). Эти последние, скорее всего, жили преимущественно на суше, питаясь различными наземными беспозвоночными, хотя, как и все земноводные, нуждались в повышенной влажности воздуха и близости водоемов для откладки икры. Как считают некоторые авторы (И. И. Шмальгаузен, 1958, 1964; М. А. Шишкин, 1970, 1973), мелкие лабиринтодонты, державшиеся по берегам водоемов и спасавшиеся от наземных врагов прыжками в

Рис. 30. Батрахозавры:

а — сеймурия (Seymouria); *б* — гефиростегус (Gephyrostegus) (реконструкции З. Буриана и Д. Уотсона).



воду, стали предками бесхвостых земноводных (Anura), возникших вероятно, в позднепермское время.

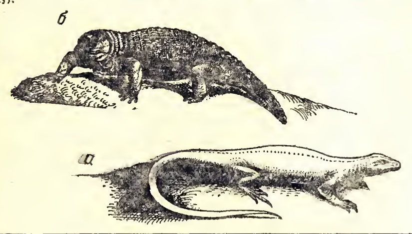
Остальные два отряда современных амфибий: хвостатые (Urodela) и безногие, или червяги (Apoda), произошли, по-видимому, от других групп стегоцефалов, которых объединяют в подкласс лепоспондильных (Lepospondyli). Среди лепоспондильных, помимо лизорофов (Lysorophia) — возможных предков указанных современных групп, интересны своеобразные формы с крайне удлиненным змеевидным телом, лишенным конечностей (аистоподы — Aistopoda), а также причудливые нектридии (Nectridia), одно из семейств которых отличалось поразительной структурой черепа (его задние углы непомерно разрастались вбок и назад в виде длинных конических выростов).

От примитивных лабиринтодонтов в самом раннем карбоне (а может быть, даже до конца девона) обособилась группа антракозавров (Anthracosauria), первоначально также обитавших в прибрежной

зоне водоемов. Однако среди представителей этой группы очень рано наметилась тенденция к освоению наземных местообитаний. Как и в большинстве случаев, эта тенденция независимо и параллельно реализовалась в разных филетических линиях, в каждой из которых постепенно формировались во многом сходные приспособления к жизни на суше. Антракозавров и тех из их потомков, которые сохранили, несмотря на наземный образ жизни, общий уровень организации и характерные черты размножения и онтогенеза земноводных (с откладкой икры в водоемах и водными личинками, имеющими жабры), объединяют в подкласс батрахозавров, или ящероземноводных (Batra-

Рис. 31. Представители котилозавров:

а — капториноморф Hylonomus (по Р. Кэрролу); *б* — диадект (Diadectes) (по Е. Олсону).



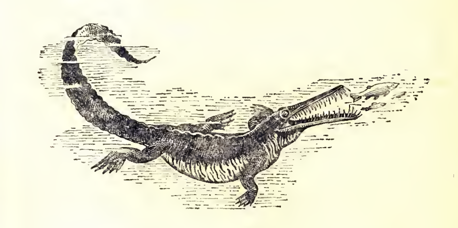
chosauria). К батрахозаврам принадлежат сеймурии (Seymouria, рис. 30), котлассии (Kotlassia) и родственные им формы, существовавшие в пермском периоде. Сеймурий долгое время считали не земноводными, а пресмыкающимися, так близки они во многих отношениях (по строению черепа, позвоночника и конечностей) к настоящим рептилиям. Однако позднее были обнаружены остатки личиночных форм этих животных, имевших следы каналов сейсмосенсорных органов на костях черепа и, следовательно, обитавших в воде.

От каких-то примитивных батрахозавров (пока еще неизвестных) в раннем карбоне возникли настоящие рептилии (Reptilia). Р. Кэррол считает, что непосредственные предки пресмыкающихся могли быть близки по основным особенностям к позднекарбоновым гефиростегам (Gephyrostegidae, рис. 30), которые, однако, существовали слишком поздно, чтобы быть действительными предками рептилий. Возможно, гефиростеги были реликтовой группой, сохранившей ряд архаичес-

ких особенностей строения, характерных для раннекарбоновых предков пресмыкающихся.

Настоящие рептилии известны начиная со среднего карбона. Е. Олсон указал на близкое совпадение времени появления пресмыкающихся и разнообразных групп высших насекомых — птеригот. Отметив, что все наиболее древние рептилии были относительно мелкими насекомоядными животными, Е. Олсон пришел к выводу, что формирование пресмыкающихся как группы было тесно связано с использованием новой богатой пищевой базы, возникшей на суше с появлением насекомых.

Рис. 32. Мезозавр (Mesosaurus) (по З. Буриану).



Вероятно, уже в карбоне у рептилий сформировался целый комплекс приспособлений, позволивших им и их потомкам стать в полной мере наземными животными. Важнейшим из этих приспособлений, которое сделало возможными многие другие существенные изменения организации, было развитие эффективного механизма вентиляции легких посредством движений грудной клетки [1]. Оно сделало ненужным кожное дыхание, которое у земноводных является необходимым дополнением легочного. (Из-за несовершенства вентиляции легких, где скапливается избыток углекислого газа, земновод-

[1] Интенсификация механизма вентиляции легких у рептилий и других амниот является в этом аспекте ключевым ароморфозом, открывающим путь для существенной перестройки многих других систем органов. Подробнее см.: Иорданский Н. Н. Неравномерность темпов макроэволюции и ключевые ароморфозы.— Природа, 1977, № 6.

ные нуждаются в выведении последнего через кожу.) Поэтому в коже рептилий стало возможно усиление процессов ороговения эпидермиса, защищавшего организм от постоянной потери влаги через покровы (неизбежной при кожном дыхании у земноводных) и риска гибели в сухом воздухе от обезвоживания. После этого пресмыкающиеся получили возможность заселить практически любые местообитания на суше, вплоть до безводных пустынь. Этому способствовало также развитие метанефрической (тазовой) почки и механизмов обратного всасывания воды из мочи, позволяющих выводить из организма максимально концентрированные экскреты. После ликвидации кожного дыхания у рептилий стало возможно разделение в сердце артериальной, поступающей из легких, и венозной, идущей от всех остальных органов, крови, что также было невозможно для земноводных. (У них от кожи кровь поступала в правое предсердие, а от легких — в левое, и если бы эти потоки крови в желудочке сердца разделить, то кожное дыхание стало бы невозможно использовать.) Все эти важнейшие достижения рептилий наряду с целым рядом усовершенствований скелета (удлинение шеи с развитием атланта и эпистрофея, позволившее значительно увеличить подвижность головы, некоторые преобразования в скелете конечностей и др.) создали важнейшие предпосылки для полного овладения наземной средой обитания.

Одновременно у древнейших рептилий возник второй комплекс приспособлений, избавивших от связи с водоемами все важнейшие процессы, связанные с размножением. Это было появление внутреннего осеменения вместо характерного для земноводных наружного; формирование крупных яиц, обильно снабженных запасными питательными веществами (желтком) и способных обеспечить длительное развитие зародыша; образование плотных яйцевых оболочек, защищающих яйцо на суше от обезвоживания и механических повреждений; наконец, возникновение особых зародышевых оболочек (амниона, аллантоиса и серозы), обеспечивающих благоприятную среду для развития зародыша, осуществляющих газообмен и накапливающих экскреты (из-за невозможности их выведения во внешнюю среду). По признаку наличия этих зародышевых оболочек высшие классы наземных позвоночных объединяются в группу амниот (Amniota), противопоставляемую низшим позвоночным — анамниям (Anamnia).

Древнейшие и наиболее примитивные пресмыкающиеся принадлежали к подклассу котилозавров (Cotylosauria) [1]. Название «котилозавр» подчеркивает характерную особенность черепа этих животных, защищающего голову сплошным костным панцирем сверху и с боков, как у стегоцефалов, но более высокого и узкого, чем у последних (и несколько напоминающего у некоторых котилозавров при взгляде сверху чашу или кубок, откуда и название: греч. kotylos — чаша, кубок).

[1] Некоторые палеонтологи рассматривают котилозавров как сборную группировку, подобную стегоцефалам среди земноводных.

Центральной группой котилозавров являются капториноморфы (Captorhinomorpha, рис. 31), древнейшие представители которых известны из среднекарбоновых отложений. Это были небольшие (длиной до 50 см) насекомоядные животные.

Изобилие новых местообитаний и способов питания, доступных на суше, позволило пресмыкающимся уже во второй половине каменноугольного периода дать большое разнообразие форм, среди которых появились, помимо насекомоядных групп, растительноядные животные (диадектиды) и крупные хищники, питавшиеся позвоночными (некоторые более поздние капториноморфы и пеликозавры, см. ниже). Для группы, формирование которой тесно связано с освоением суши, кажется несколько странным, что некоторые филетические линии рептилий уже в карбоне вернулись в водоемы, став полуводными или даже по-настоящему водными животными. Особенно интересны среди этих последних мезозавры (Mesosauria, рис. 32), конечности которых преобразовались в ласты, а длинные узкие челюсти, удобные для схватывания добычи в воде, были усажены многочисленными тонкими и острыми зубами. Остатки мезозавров были найдены в Южной Африке и Бразилии. Это хорошо соответствует представлениям о существовании в позднем палеозое единого материка Гондваны (см. выше).

ЖИЗНЬ В ПОЗДНЕМ ПАЛЕОЗОЕ

Как мы уже упоминали, начиная с позднего карбона в южном полушарии усиливаются процессы оледенения, связанные, возможно, с расположением Южного полюса в Гондване (в той ее части, которая соответствовала современной Антарктиде). На свободной от ледников территории Гондваны установился умеренный прохладный климат с выраженной сезонностью. Об этом говорит, в частности, наличие годичных колец в древесине растений гондванской флоры этого времени, получившей название глоссоптериевой (по широко распространенным в ней видам семенного папоротника Glossopteris, небольшого растения с крупными цельными листьями).

В состав глоссоптериевой флоры, кроме различных птеридоспермов, входили также представители других групп голосеменных растений: кордаитов, гинкговых и хвойных. Глоссоптериевая флора была характерна для обширных территорий современных Индии, Афганистана, Южной Африки, Южной Америки, Австралии, Новой Зеландии и Антарктиды.

На северных континентах, входивших в состав Лавразии и располагавшихся в раннепермское время в значительной степени в районе экваториального пояса, сохранялась растительность, близкая к тропической флоре карбона, но уже обедненная видами лепидодендронов и сигиллярий. К середине пермского периода во многих районах Лавразии (Европа, Северная Америка) климат стал более засушливым, что привело к изменению облика растительности: исчезли папоротники, каламиты, древовидные плаунообразные и другие

влаголюбивые растения тропических лесов. В это время в морских лагунах и обширных соленых озерах происходило интенсивное отложение эвапоритов (осадочных пород, возникающих из растворов при их испарении); так сформировались соляные бассейны Соликамска и Цехштейна. Лишь на востоке Лавразии (Китай и Корея) климат и флора оставались в известной мере близкими к таковым в каменноугольное время.

Животный мир также претерпел значительные изменения на протяжении пермского периода, ставшие особенно драматическими во второй его половине. В наибольшей степени это коснулось морских животных, среди которых многие группы подверглись значительному угнетению, сопровождавшемуся уменьшением численности и разнообразия видов, вплоть до полного вымирания целых классов. Примерно в середине пермского периода вымирают последние трилобиты, эвриптериды, бластоидеи (один из классов прикрепленных иглокожих), палеозойские группы морских лилий. К концу перми исчезают тетракораллы, значительно сокращается число видов плеченогих, мшанок, морских ежей, офиур, аммоноидей и наутилоидей среди моллюсков, остракод среди ракообразных, губок, фораминифер среди простейших. Из позвоночных вымирают акантодии, многие палеозойские группы хрящевых рыб. В пресных внутриконтинентальных водоемах значительно снижается численность хоановых рыб. К концу палеозоя вымирают лепоспондильные стегоцефалы. Изменения в наземной фауне протекали в целом не столь драматично, хотя и здесь произошли существенные изменения.

Пермское вымирание по масштабам принадлежит к категории так называемых «великих вымираний» и сравнимо, например, с широко известным великим вымиранием в конце мелового периода. Причины великих вымираний, приводивших к радикальным изменениям общего облика фауны и флоры, в большой степени еще остаются загадочными. Вымирание вообще сопровождает эволюцию организмов как ее неизбежный побочный результат: в борьбе за существование выживают лишь те формы организмов, которые оказались наиболее приспособленными при данных условиях, в конкретный исторический момент. Вымирание отдельных видов происходило на любом отрезке эволюционной истории мира организмов либо в результате конкуренции с биологически близкими видами, либо по причине неспособности какого-либо вида выдержать те или иные изменения абиотических факторов внешней среды. В обоих этих случаях возможности модификационной изменчивости вымирающего вида и резерв его комбинативной изменчивости оказываются недостаточными, чтобы обеспечить его выживание в изменяющейся внешней среде.

В принципе те же общие причины определяют фатальную судьбу для каждого вымирающего вида и в эпохи великих вымираний, но тогда одновременно обрывается множество филетических линий. Это может происходить достаточно постепенно (численность вымирающих видов падает от поколения к поколению на протяжении больших промежутков времени), но в огромной исторической перспективе геоло-

гического времени такая постепенность нередко выглядит относительно быстрым и резким изменением фауны и флоры.

Очевидно, великие вымирания должны быть обусловлены какими-то причинами, имевшими общее значение для эволюционной судьбы сразу многих независимых филетических линий, принадлежащих к разным группам организмов. Конечно, при этом совсем не обязательно, чтобы изменения какого-то одного или нескольких важных факторов прямо влияли на все подвергающиеся вымиранию виды организмов. Различные виды живых существ находятся друг с другом в сложных взаимоотношениях, входя в состав определенных биоценозов (устойчивых биологических макросистем, сложившихся под контролем естественного отбора). Вымирание и даже просто сокращение численности видов, играющих важную роль в данном биоценозе, нарушает равновесие последнего, неминуемо сказываясь на состоянии популяций других видов, связанных с первыми [1]. Поэтому нарушения структуры биоценозов, выходящие за пределы возможностей естественной саморегуляции этих макросистем, должны прямо или косвенно сказываться на многих видах организмов. Вероятно, существенной чертой эпох великих вымираний было именно разрушение многих биоценозов (биоценотические кризисы, по определению Б. Б. Родендорфа и В. В. Жерихина, 1974).

Биоценотические кризисы могут быть вызваны самыми различными причинами, как абиотическими (изменения климата, рельефа и т. п.), так и биотическими (появление и массовое расселение новых групп организмов), причем часто имеет место целый комплекс взаимодействующих факторов, что очень затрудняет анализ конкретных случаев, особенно в далеком прошлом.

О причинах пермского великого вымирания было выдвинуто несколько гипотез. Большинство из них в конечном итоге опирается на теорию континентального дрейфа. Согласно гипотезе, предложенной Д. Валентайном и Э. Мурсом (1974), образование Пангеи обусловило значительное сокращение общей площади мелководных бассейнов в области континентального шельфа, которая является наиболее благоприятной средой для жизни многих групп морских организмов. Это должно было привести к существенному нарушению многих сложившихся в середине палеозоя морских биоценозов и, как следствие, к вымиранию многочисленных видов.

Другая гипотеза обращает внимание на потепление климата и завершение великого оледенения Гондваны во второй половине пермского периода (Р. Боуэн, 1975), что могло быть связано с относительно небольшим смещением входивших в ее состав континентальных плит, в результате которого Южный полюс оказался в океане. Потепление климата привело к бурному таянию ледников и поступлению в океан огромного объема талых вод, которое должно было вызвать су-

[1] Наиболее важные формы связей различных видов в биоценозах — трофические, т. е. связанные с питанием (один вид служит пищевой базой для другого); по трофическим цепям в биоценозе осуществляется передача органических веществ и энергии.

щественное изменение солености морской воды. С. Стевенс (1977 подчеркнул, что пермское вымирание отразилось в первую очередь именно на тех группах морских организмов, которые наиболее чувствительны к изменениям солености воды: кораллы, морские лилии, мшанки, брахиоподы, головоногие моллюски и др. Новая стабилизация температурного и солевого режима океана произошла уже в триасовом периоде, и разнообразие форм морских беспозвоночных к концу триаса вновь стало возрастать.

Для наземных животных изменения физических условий, про-

Рис. 33. Парейазавр Scutosaurus (реконструкция К. К. Флерова).



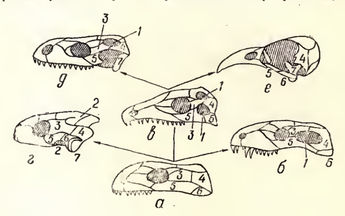
исходившие в позднем палеозое, не имели столь катастрофических последствий, как для представителей морской фауны. Пермский период стал временем расцвета древних пресмыкающихся, быстро осваивавших все новые местообитания, вытесняя хуже приспособленных конкурентов из числа стегоцефалов и батрахозавров, с запозданием пытавшихся закрепиться на суше.

Котилозавры разделились на несколько основных эволюционных стволов, первоначальная дифференциация которых была связана, вероятно, с освоением разных способов питания и различных местообитаний. От примитивных насекомоядных форм, как мы уже упоминали, возникли растительноядные рептилии и крупные хищники. Самыми большими котилозаврами были растительноядные парейазавры (рис. 33), известные из средне- и верхнепермских отложений Европы и Африки. Эти животные, достигавшие в длину около 3 м, имели широкое массивное тело и крупный тяжелый череп с поразительно маленькой полостью, вмещавшей головной мозг. Наружная поверх-

ность толстых черепных костей была покрыта своеобразным бугорчатым рельефом из приросших к ним остеодерм (вторичных кожных окостенений, вообще часто встречающихся у рептилий); по бокам черепа выступали назад и в стороны толстые бугристые, иногда даже «рогатые» костные пластины — «щеки» (отсюда название этих животных: Pareiasauria — щекастые ящеры). Парейазавры были, вероятно, неповоротливы и медлительны; от нападений хищников их в какой-то мере защищал панцирь из толстых костных бляшек — остеодерм, рядами сидевших в коже. Судя по строению зубов парейазавров (довольно слабых, с плоской листовидной коронкой, имев-

Рис. 34. Основные типы черепа амниот:

а — анапсидный; *б* — синапсидный; *в* — диапсидный; *г* — черепахи; *д* — ящерицы; *е* — птицы; *1* — височные окна; *2* — височные вырезки; *3* — заднеглазничная кость; *4* — чешуйчатая кость; *5* — скуловая кость; *6* — квадратноскуловая кость; *7* — квадратная кость. Стрелками указаны направления филогенетических преобразований.



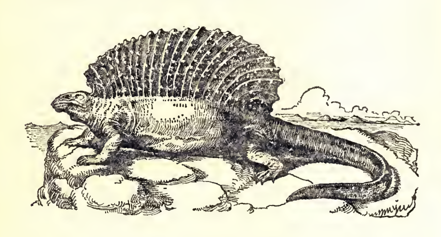
шей зазубренные края), их пищей служили какие-то сочные и мягкие растения, возможно водные. Не исключено, что парейазавры обитали по берегам водоемов и болот, охотно забираясь в воду, и по образу жизни были своеобразными палеозойскими бегемотами.

Самые крупные хищники пермского времени принадлежали к подклассу звероподобных, или синапсидных, рептилий (Theromorpha, или Synapsida). У этих пресмыкающихся в височной области черепа для его облегчения и предоставления необходимого пространства сокращению мощных челюстных мышц возникла одна пара широких отверстий, или височных окон, пронизавших наружный черепной панцирь и ограниченных по бокам скуловыми дугами (рис. 34). Такой тип черепа, называемый синапсидным, дал одно из названий подклассу.

Самыми древними звероподобными рептилиями были пеликозавры (Pelycosauria), появившиеся уже в позднем карбоне. Их расцвет

приходится на раннепермское время, когда многие их представители достигали крупных размеров (до 2 м). Некоторые пеликозавры (диметродон — Dimetrodon, эдафозавр — Edaphosaurus и др.) имели интересное приспособление: гипертрофированные остистые отростки спинных позвонков у них поднимались над позвоночником почти на 1 м, а у эдафозавра (рис. 35) на этих отростках имелись еще и короткие боковые выросты. Вероятно, между ними была натянута складка кожи, образующая огромный продольный гребень, называемый «спинным парусом». Может быть, эта складка играла роль в терморегуляции животного, увеличивая поверхность тела, что могло в

Рис. 35. Эдафозавр (Edaphosaurus) (реконструкция З. Буриана).



одних ситуациях усиливать теплоотдачу, в других же — содействовать повышению температуры тела при обогревании в солнечных лучах (повышение температуры тела путем инсоляции присуще всем современным рептилиям).

Большинство пеликозавров вымерло уже к середине пермского периода, вероятно, не выдержав конкуренции с представителями возникшей от пеликозавров более прогрессивной группы звероподобных рептилий — терапсид (Therapsida). В позднепермской эпохе терапсиды стали доминирующей группой пресмыкающихся. Этому способствовал целый ряд присущих им прогрессивных особенностей, в частности усовершенствование наземной локомоции. У большинства рептилий сохранилось примитивное положение конечностей, при котором плечо и бедро располагаются в целом горизонтально, локоть и колено направлены вбок, и тело животного удерживается на весу между конечностями усилиями мышц (отсюда характерное

для рептилий «пресмыкание», когда брюхо при движении лишь незначительно приподнимается над субстратом). У высших терапсид локтевой сустав повернулся назад, коленный — вперед, бедро и плечо (и конечности в целом) оказались расположенными под телом, высоко приподнявшимся над субстратом; для поддержки тела при этом не требуется столь значительной работы мышц, как у типичных пресмыкающихся.

У многих терапсид произошла дифференциация зубной системы на зубы трех основных типов: передние острые «резцы», крупные кинжалообразные «клыки» и заклыковые (щечные) зубы, которые у

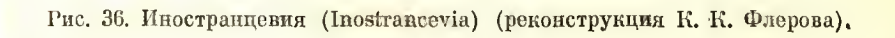
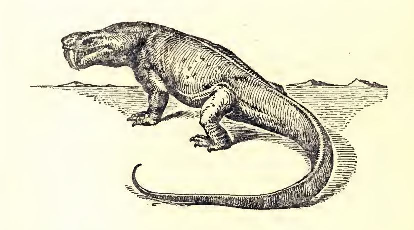


Рис. 36. Иностранцевия (Inostrancevia) (реконструкция К. К. Флерова).



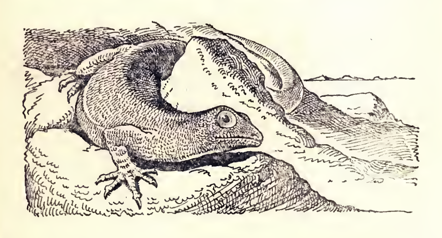
высших представителей этой группы (териодонтов, или «зверозубых», — Theriodontia) приобрели усложненную коронку с тремя бугорками, что позволяло более эффективно пережевывать пищу. Пережевывание пищи в ротовой полости требовало задержки дыхания, в связи с чем у терапсид развивается вторичное нёбо, разделившее примитивную ротовую полость на два этажа: верхний (носовой ход) и нижний (собственно ротовая полость).

Терапсиды были очень разнообразны: среди них были и хищники различных размеров, вплоть до трехметровых иностранцевий (Inostrancevia, рис. 36) с клыками длиной более 10 см (своего рода саблезубых тигров пермского периода), и растительноядные животные, иногда имевшие причудливые и загадочные особенности строения. Для некоторых растительноядных дейноцефалов (Deinocephalia; их название буквально означает «страшноголовые») характерны большие костные бугры или шишки на темени и щечной области черепа, при-

дававшие голове этих животных устрашающий вид (скорее всего, это были защитные приспособления; высказывались предположения, что дейноцефалы могли бодаться, используя теменные придатки как рога). Другие дейноцефалы были хищниками, например приземистый и длинный титанофонеус (Titanophoneus), или «титанический убийца», большие лапы которого, по мнению Ю. А. Орлова, могли быть снабжены плавательными перепонками, а сам этот хищник был полуводным животным, по образу жизни в какой-то мере аналогичным более поздним крокодилам.

В позднепермское время были широко распространены дицино-

Рис. 37. Никтифрурет (Nyctiphruretus) (реконструкция А. П. Быстрова).

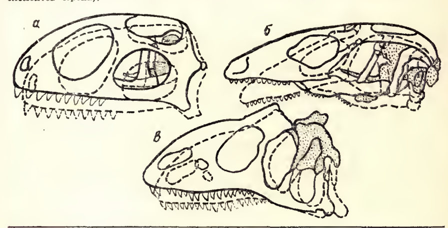


донты (Dicynodontia), утратившие все зубы, кроме огромных верхних клыков, сохранявшихся у многих видов лишь у самцов. Беззубые челюсти были покрыты роговым «клювом». Нелегко представить себе способ питания этих странных животных, среди которых были и мелкие и очень крупные (достигавшие размеров носорога) формы. П. П. Сушкин (1922, 1926) считал, что дицинодонты питались падалью. Позднее Б. П. Вьюшков (1958) высказал предположение, что дицинодонты поедали питательную мягкую сердцевину стволов саговниковых растений (беннеттитов и собственно саговых), которые они раскалывали (или разрывали) клыками.

Местонахождения с ископаемыми остатками целых комплексов видов позднепермских рептилий (котилозавров, дицинодонтов, дейноцефалов, териодонтов) с довольно сходным в общих чертах обликом фауны известны, с одной стороны, в Южной и Восточной Африке, с другой — в Восточной Европе. Замечательные позднепермские ори-

ктоценозы, включающие разнообразные виды хищных и растительноядных пресмыкающихся и стегоцефалов, были обнаружены на территории СССР. На берегу Северной Двины (вблизи урочища Соколки, в районе Котласа) В. П. Амалицким в 1897 г. были найдены остатки крупных парейазавров, дицинодонтов, разных хищных териодонтов (среди них были упомянутые выше огромные иностранцевии), а также батрахозавров и лабиринтодонтов. Остатки ископаемой фауны, включавшей титанофонеусов и других хищных и растительноядных терапсид, удивительного батрахозавра лантанозуха (Lanthanosuchus), имевшего уже пару настоящих височных окон, лабиринтодонтов и

Рис. 38. Кинетизм черепа:
а — у примитивных рептилий (метакинетизм); *б* — у ящериц (амфикинетизм); *в* — у карнозавров (прокинетизм). Заштрихован неподвижный затылочный сегмент черепа (задняя часть мозговой коробки), сплошным контуром и пунктиром показаны два положения движений максиллярного сегмента (верхней челюсти и связанных с ней элементов черепа).



рыб, были раскопаны в 1930—1963 гг. серией экспедиций в верховьях Каменного оврага вблизи села Ишеево (неподалеку от Тетюшей в Татарской АССР). Еще одна интересная позднепермская фауна была раскопана в 1957—1960 гг. вблизи дер. Ежово (Очерский район Пермской области) под руководством П. К. Чудинова. В состав очерской фауны входили хищные и травоядные дейноцефалы (среди последних огромные «рогатые» эстемменозухи — Estemmenosuchus), хищные териодонты, терапсиды, близкие к предкам дицинодонтов, лабиринтодонты. Костеносные породы этих местонахождений сформировались из глинистых и песчаных осадков речных дельт, в заводи которых течение сносило трупы погибших животных [1].

[1] Экспонаты северодвинской, ишеевской, очерской и других верхнепермских фаун, обнаруженных на территории СССР, широко представлены в Палеонтологическом музее Академии наук СССР в Москве. Более подробные сведения о животных этих фаун можно найти в книге Ю. А. Орлова «В мире древних животных» (М., 1968).

Как мы упоминали выше, в некоторых филогенетических стволах рептилий продолжалось совершенствование приспособлений к насекомоядности, которая была, вероятно, самой примитивной формой питания пресмыкающихся. Это направление эволюционных преобразований привело к появлению небольших и проворных ящерицеобразных животных, причем сходный тип строения сформировался параллельно в нескольких независимых эволюционных линиях. Одна из них — проколофоны (Procolophonia) — сохранила общий уровень организации котилозавров, со сплошным покровом накладных костей в височной области черепа. Остатки примитивных проколофонов, никтифрурета (Nyctiphruretus) и никтеролетера (Nycteroleter) — легких большеглазых животных (рис. 37) с удлиненным телом и хвостом (общей длиной до 30—40 см) — были найдены в верхнепермских отложениях на берегах реки Мезени.

В других группах насекомоядных рептилий произошли некоторые прогрессивные изменения организации, выразившиеся, в частности, в усовершенствовании черепа. Эти животные, давшие начало двум важнейшим подклассам рептилий — лепидозаврам (Lepidosauria) и архозаврам (Archosauria),— приобрели удлиненные челюсти, удобные для схватывания мелкой подвижной добычи. В височной области у них появилась сначала одна, а затем и вторая пара височных окон, расположенных одно над другим и разделенных тонким костным мостиком (верхней височной дугой). Так возник диапсидный тип черепа (рис. 34), легкая и ажурная конструкция которого позволила вновь усовершенствовать кинетизм — подвижность верхней челюсти и некоторых связанных с ней костей, древнюю особенность, унаследованную наземными позвоночными от кистеперых рыб. У большинства примитивных тетрапод (стегоцефалов и котилозавров) кинетизм черепа в той или иной степени подвергся редукции по различным причинам (изменение типа подвески челюстей, перестройка затылка и задней части крыши черепа, связанная с необходимостью для наземных животных усилить шейно-затылочные мышцы). Однако редуцированная подвижность еще сохранялась в ряде внутричерепных сочленений, что, вероятно, способствовало оптимизации положения челюстей по отношению к схваченной добыче. На ее основе у рептилий с диапсидным черепом развились новые высокоэффективные формы кинетизма [1], сыгравшие большую роль в адаптациях этих животных (рис. 38).

Примитивные лепидозавры (миллерозавры — Millerosauria), у которых лишь началось развитие височных окон и усиление кинетизма черепа, известны из верхнепермских отложений Южной Африки. В породах примерно того же возраста сохранились остатки первых рептилий, имевших настоящий диапсидный череп — эозухий (Eosuchia), наиболее известным представителем которых была янгина

---

[1] О связанных с кинетизмом преобразованиях черепа у наземных позвоночных подробнее см.: Иорданский Н. Н. Кинетизм черепа в эволюции рептилий.— Журнал общей биологии, т. 32, 1971, № 3, с. 348—365.

(Youngina). Отдаленным потомком эозухий является дожившая до нашего времени новозеландская гаттерия (Sphenodon), которая принадлежит к отряду клювоголовых (Rhynchocephalia), появившихся в раннем триасе. От эозухий или от миллерозавров возникли настоящие ящерицы (Lacertilia), у которых в связи с усилением подвижности верхней челюсти (рис. 38) редуцировалась нижняя височная дуга, связывавшая в диапсидном черепе задний конец верхней челюсти с областью челюстного сустава. В результате череп ящериц приобрел легкую ажурную конструкцию (рис. 34). Ящерицы достоверно известны начиная со среднего триаса, хотя некоторые авторы (Л. П. Татаринов, 1964) причисляют к ящерицам ряд форм из раннего триаса и даже из поздней перми.

Вероятно, эозухии были также предками высших рептилий, принадлежащих к подклассу архозавров и оставивших самые яркие страницы в палеонтологической летописи мезозоя.

ГЛАВА 4. МЕЗОЗОЙСКАЯ ЭРА — ВЕК РЕПТИЛИЙ

После завершения в середине пермского периода оледенения Гондваны климат Земли стал более теплым. (Возможно, это было связано с перемещением Южного полюса с континента в Тихий океан.) Потепление продолжалось на протяжении мезозойской эры, которая в целом была более однообразной в климатическом отношении, чем другие эры фанерозоя.

В мезозое господствовали теплые климаты с относительно слабо выраженной климатической зональностью. До сих пор не обнаружено мезозойских тиллитов, которые свидетельствовали бы об оледенении какого-либо континента. Южный полюс на протяжении мезозойской эры оставался в океане, а Северный перемещался от восточной оконечности Сибири к Аляске. При отсутствии оледенений температура воздуха и воды в океане была, вероятно, значительно выше современной: на экваторе на 3—5°, в средних широтах на 10°, а в полярных на 20—40° (Р. В. Фэйрбридж, 1970).

В то же время происходили важные изменения рельефа Земли и положения континентов, которые привели к формированию в общих чертах существующих ныне континентов и океанов.

В начале триаса сохранялись относительно высокие материки (продолжение геократической эпохи пермского периода). Затем началась морская трансгрессия с образованием мелких краевых морей Тихого океана. Она была прервана в начале юрского периода древнекиммерийской фазой Альпийской тектоно-магматической эпохи, сопровождавшейся ре-

грессией моря. Затем последовала новая значительная трансгрессия, с которой было связано развитие характерного для мезозойской эры океана Тетис между Лавразией и Гондваной. Конец юрского периода ознаменовался позднекиммерийской фазой горной складчатости. В меловом периоде произошла новая морская трансгрессия, достигшая максимума в позднемеловой эпохе. Краевые теплые моря океана Тетис в эпохи максимальных трансгрессий юрского и мелового периодов заливали значительные территории Европы (в том числе Русскую равнину) и Северной Африки. Морские трансгрессии в середине и конце мелового периода были прерваны поднятиями суши и горообразовательными процессами (соответственно австрийская и ларамийская фазы альпийского горообразования).

Согласно представлениям теории тектоники плит (см. главу 3), общей тенденцией в мезозое был распад суперконтинента Пангеи с последующим расхождением континентальных плит (рис. 39).

В триасе этот процесс еще только начался. Лавразия сместилась несколько к северу. При этом происходило постепенное раскрытие океана Тетис, отделявшего Лавразию от Гондваны. Затем Лавразия раскололась на Северную Америку и Евразию, между которыми началось формирование северной части Атлантического океана.

Вероятно, уже к концу юрского периода относится начало раскола Гондваны и, соответственно, возникновение Индийского океана и южной части Атлантики, отделивших Африку от Австралии и Антарктиды на востоке и юге и от Южной Америки на западе.

В меловом периоде расхождение континентов, которые в конце палеозоя входили в состав единой Пангеи, значительно прогрессировало. Продолжали расширяться Атлантический и Индийский океаны. При движении американских плит к западу на их западных окраинах возникли мощные зоны горной складчатости: в юрском периоде — Сьерра-Невада, в меловом — Анды и Скалистые горы (позднекиммерийская и ларамийская фазы горообразования). Индостан и Мадагаскар обособились от Африки; Индостанская плита начала смещение к северо-востоку. Сложные взаимные смещения Африки и Европы [1] привели к постепенному закрытию океана Тетис. Из материков, входивших в состав Гондваны, в конце мезозоя оставались соединенными лишь Антарктида и Австралия. Зато материки, составлявшие Лавразию и разделившиеся в начале мезозоя, к концу мелового периода вновь соединились, правда противоположными концами: Азия и Северная Америка сошлись в области Чукотки и Аляски. Так возникла Берингия — сухопутный мост, связывавший Америку и Азию на месте современного Берингова пролива.

---

[1] Более подробные сведения можно найти в книге А. С. Монина «История Земли» (Л., 1977).

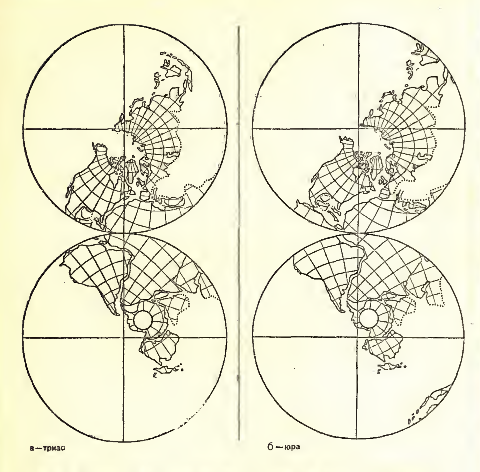
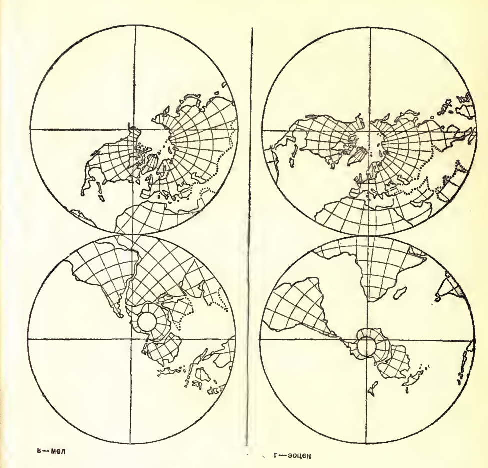


Рис. 39. Реконструкция расположения континентов и океанов в мезозое (по

ТРИАС — ВРЕМЯ ОБНОВЛЕНИЯ ФАУНЫ

Рубеж между пермским и триасовым периодами был отмечен существенными изменениями в характере фауны наземных позвоночных. В пермское время преобладающими группами пресмыкающихся были звероподобные рептилии и котилозавры, тогда как группы с диапсидным черепом (лепидозавры и архозавры, объединяемые иногда под названием «завропсиды») оставались сравнительно немногочисленными. Так, по подсчетам П. Робинсон (1971), из верхнепермских отложений известно 170 родов звероподобных рептилий и лишь 15 родов завропсид. Это соотношение резко изменилось к началу мезозоя. Из числа котилозавров в триас перешли лишь проколофоны, вымершие к концу этого периода, а из звероподобных — немногие группы дицинодонтов и высших териодонтов. Зато обилие



А. Смиту, Д. Брайдену, Г. Дрюри).

и разнообразие завропсидных рептилий неуклонно возрастает, и во второй половине триаса они становятся доминирующими. По данным П. Робинсон, соотношение числа родов звероподобных и завропсидных рептилий в раннем триасе было 36 против 20, в среднем триасе — 23 против 29, а в позднем триасе — уже 17 против 83. При этом нужно отметить, что высшие звероподобные рептилии обладали рядом прогрессивных признаков, отсутствовавших у завропсид (например, были способны к пережевыванию пищи, значительно повышавшему степень ее усвоения в кишечнике; вероятно, териодонты имели волосяной покров и т. д.; подробнее см. ниже). Победа в борьбе за существование была достигнута завропсидами, так сказать, вопреки прогрессивным чертам организации териодонтов и, очевидно, основывалась на каких-то важных преимуществах первых.

Английский палеонтолог Памела Робинсон (1971) предложила гипотезу, связывающую изменения фауны рептилий в триасе с особенностями физиологии завропсид и звероподобных пресмыкающихся, о которых с известной долей вероятности можно судить по соответствующим характеристикам современных потомков тех и других. Современные завропсиды (в широком смысле этот термин используется для объединения незвероподобных рептилий, т. е. всех современных групп этого класса, и птиц) характеризуются наличием целого комплекса приспособлений к жизни в условиях жаркого засушливого климата. Это, во-первых, способность выживать при значительно более высоких температурах тела, чем это возможно для потомков звероподобных рептилий — млекопитающих (многие ящерицы — до 44 °С, птицы — до 43 °С, млекопитающие — до 39 °С). При этом рептилии путем инсоляции используют энергию солнечного облучения для повышения температуры тела до оптимального уровня (в связи с этим для них сохраняет значение «теменной глаз», регулирующий различные функции организма в зависимости от интенсивности падающего света).

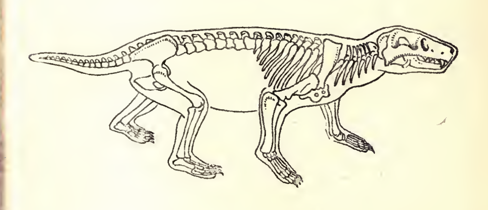
Во-вторых, у завропсид конечным продуктом их белкового обмена, выводимым из организма с мочой, является мочевая кислота, тогда как у млекопитающих — мочевина. Мочевая кислота может образовывать перенасыщенные растворы, и поэтому для ее выведения из организма требуется примерно в 10 раз меньше воды, чем для выведения мочевины. Следовательно, выделительная система завропсид гораздо лучше экономит влагу для организма, чем таковая млекопитающих.

Логично предположить, что организация завропсид складывалась в условиях засушливого и жаркого климата, тогда как звероподобные рептилии возникли в местообитаниях с более влажным и прохладным климатом. Такие местообитания, вероятно, были широко распространены, особенно на континентах, входивших в состав Гондваны, в эпоху великого оледенения (т. е. до середины пермского периода). К концу пермского времени и в триасе во многих регионах климат становится все более засушливым (или по крайней мере характеризовался значительными сезонными засухами). П. Робинсон связывает это с изменениями морских течений и преобладающих направлений циркуляции атмосферных потоков, которые были обусловлены дрейфом континентов, входивших в состав Лавразии и Гондваны. Засушливость климата (хотя бы в форме сезонных засух) должна была дать важные преимущества в борьбе за существование тем группам наземных животных, которые обладали большей устойчивостью к действию высоких температур, были способны лучше экономить влагу и с помощью специальных форм поведения могли использовать энергию солнечного облучения для достижения оптимальной температуры своего тела (так называемая гелиотермия). Поскольку по всем этим показателям завропсиды существенно превосходили звероподобных рептилий, последние были оттеснены в еще сохранившиеся более прохладные и влажные местообитания. В неблагоприятных условиях,

при жесткой конкуренции со стороны завропсид численность терапсид значительно упала и большинство их групп вымерло.

В немногих существовавших в триасе филогенетических стволах высших териодонтов продолжались изменения, наметившиеся еще среди пермских терапсид. Общее направление этих эволюционных изменений обозначают иногда термином «маммализация», т. е. развитие комплекса признаков, характерных для высших амниот — млекопитающих. Здесь мы вновь встречаемся с параллельной эволюцией: сходные черты строения независимо возникали в разных филетических линиях териодонтов (Л. П. Татаринов, 1965, 1972, 1975). Среди

Рис. 40. Цинодонт Thrinaxodon (по А. Кромптону и Ф. Дженкинсу).



этих признаков было постепенное увеличение размеров полушарий переднего мозга, приобретение мягких губ (что делало возможным сосание) и волосяного покрова. По мнению Л. П. Татаринова (1975), зачаточные волоски у териодонтов имели осязательную функцию, располагаясь вблизи рта, как специализированные осязательные волосы — вибриссы — у млекопитающих. Однако П. Элленбергер (1976) описал отпечатки волос на следах, вероятно, оставленных каким-то цинодонтом (Cynodontia — «собакозубые» — одна из групп высших териодонтов). Эти ископаемые следы были обнаружены в отложениях нижней части среднего триаса. Поэтому имеются основания считать, что волосяной покров был развит у териодонтов уже на всем теле, как у млекопитающих, и, вероятно, имел ту же основную функцию, как и у последних, т. е. служил для теплоизоляции (эта его роль понятна, если принять гипотезу о возникновении и развитии звероподобных рептилий в прохладных местообитаниях).

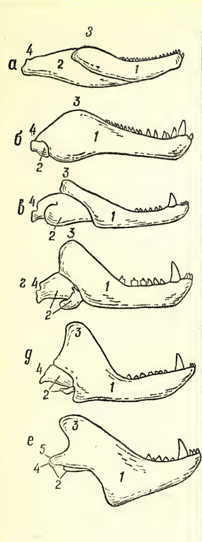


Рис. 41. Ряд последовательных стадий преобразований нижней челюсти (по А. Кромптону):

а — капториноморф Labidosaurus; *б* — пеликозавр Dimetrodon; *в* — териодонт-тероцефал; *г* — цинодонт Thrinaxodon; *д* — цинодонт Triachodon; *е* — иктидозавр Diarthrognathus; *1* — зубная кость; *2* — задние кости нижней челюсти; *3* — венечный отросток зубной кости; *4* — первичный челюстной сустав; *5* — вторичный челюстной сустав.

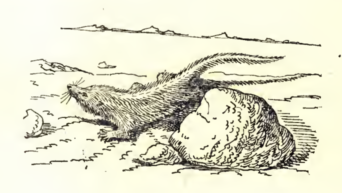
У цинодонтов (рис. 40) продолжалось совершенствование механизма пережевывания пищи с развитием окклюзии (смыкания коронок верхне- и нижнечелюстных зубов в щечной области) и продольных и поперечных движений нижней челюсти. Для обеспечения этих движений произошли соответствующие перестройки челюстных мышц, сыгравшие важную роль в дальнейшей эволюции челюстного аппарата. Механически наиболее благоприятное расположение челюстных мышц было достигнуто при разрастании зубной кости нижней челюсти назад и вверх, с развитием высокого венечного отростка, к которому прикреплялась височная мышца (рис. 41). При этом задние кости нижней челюсти подверглись редукции. Гипертрофия задней части зубной кости привела к возникновению ее контакта с чешуйчатой костью черепа. Между двумя этими костями появилась суставоподобная связь, которая оказалась механически более эффективной опорой и осью вращения для нижней челюсти, чем первичный челюстной сустав (между квадратной и сочленовной костями). Так возник вторичный челюстной сустав [1], присущий среди всех позвоночных только млекопитающим и ставший поэтому важнейшим диагностическим признаком последних. Редуцированные кости первичного челюстного сустава, освободившиеся от прежней функции, вошли в состав цепи косточек среднего уха в качестве двух наружных ее элементов (наковальни и молоточка), что ста-

[1] Анализ этого процесса был сделан Л. Кромптоном (1963). Любопытно, что существовал ряд промежуточных форм, у которых было два челюстных сустава. Подробнее см. в книге: Александер Р. Биомеханика. М., 1970.

ло еще одной характерной особенностью млекопитающих [1], обеспечившей более тонкую слуховую чувствительность в области звуков высокой частоты.

Наиболее древние ископаемые остатки млекопитающих, или зверей (Mammalia), известны из верхнетриасовых отложений. Это были небольшие хищные животные (рис. 42), вероятно, питавшиеся насекомыми и различными мелкими позвоночными. По всей вероятности, у них уже существовало выкармливание молоди молоком, поскольку оно присуще всем современным группам млекопитающих, а расхождение эволюционных стволов, ведущих, с одной стороны, к

Рис. 42. Эритротерий (Erythrotherium) (по А. Кромптону).



однопроходным (Monotremata), с другой — к сумчатым (Marsupialia) и плацентарным (Placentalia), произошло уже в триасе (Д. Хопсон, 1969, 1970). Интересно, что млечные железы возникли у древних млекопитающих из видоизмененных потовых желез. В связи с этим Д. Холден (1965) высказал предположение, что первоначальной функцией млечных желез было не столько выкармливание, сколько «выпаивание» детенышей, т. е. снабжение их необходимой влагой и солями; дефицит влаги был особенно опасен для новорожденных детенышей млекопитающих в условиях засушливого климата. Судя по способу развития современных однопроходных, наиболее примитивных среди ныне живущих млекопитающих, древнейшие звери

[1] Первая слуховая косточка — стремечко — впервые появилась у земноводных и древних рептилий в результате преобразования гиомандибулярного элемента подъязычной дуги, утратившего роль подвеска челюстей.

были яйцекладущими животными, которые высиживали кладку или вынашивали яйца в специальной сумке на животе.

В конце триаса млекопитающие уже были довольно разнообразны и принадлежали к нескольким обособленным группам: триконодонтам (Triconodontia), симметродонтам (Symmetrodontia) и трехбугорчатым (Trituberculata), различавшимся по строению зубов и, вероятно, по способам питания и пережевывания пищи.

Несмотря на ряд прогрессивных морфофизиологических особенностей (некоторое увеличение головного мозга, особенно его больших полушарий, забота о потомстве и выкармливание его молоком, пережевывание пищи, волосяной покров, расположение конечностей под туловищем, обеспечивавшее более совершенную локомоцию), млекопитающие в мезозое не достигли больших успехов в борьбе за существование. Они оставались относительно малочисленными мелкими животными и, вероятно, вели ночной или сумеречный образ жизни (характерный для большинства зверей и ныне), обеспечивавший более благоприятные для них условия влажности и температуры. Возможно, именно несовершенство систем терморегуляции и выделения, «настроенных» на условия относительно низких температур и высокой влажности (как у их предков — терапсидных рептилий), не позволили мезозойским млекопитающим успешно конкурировать с завропсидами. Хотя мезозойские млекопитающие уже обладали таким хорошим теплоизолятором, как шерстный покров, и, вероятно, могли усиливать теплоотдачу за счет потоотделения, у них еще не было совершенной интеграции разных механизмов терморегуляции в единую систему; они не могли иметь постоянной температуры тела и проигрывали рептилиям в условиях жаркого и сухого климата [1].

В триасе начался подлинный расцвет рептилий. Особенно многочисленны и разнообразны становятся группы пресмыкающихся с диапсидным черепом (лепидозавры и архозавры).

Среди лепидозавров появляются клювоголовые, дожившие до наших дней в лице единственного современного вида — гаттерии (Sphenodon punctatus). Широкое распространение в триасе получила родственная клювоголовым группа ринхозавров (Rhynchosauria), довольно крупных (0,5—5 м) животных, челюсти которых были преобразованы в мощный беззубый клюв. Эти животные несколько напоминали дицинодонтов и, возможно, конкурировали с ними.

В среднем триасе появляются настоящие ящерицы, которые вскоре становятся очень разнообразными. Замечательно, что среди позднетриасовых ящериц кюнеозавр (Kuehneosaurus) и икарозавр (Icarosaurus) развили приспособления к планирующему полету, подобно современным агамовым ящерицам Draco volans («летающим драконам»); на удлиненных ребрах, выступавших далеко вбок от туловища,

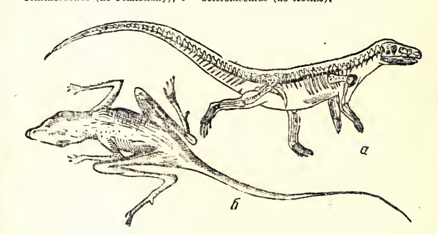
[1] В связи с этим можно отметить, что у современных однопроходных также еще нет настоящей гомойотермии, т. е. таких механизмов терморегуляции, которые обеспечивают постоянную температуру тела; последняя у однопроходных колеблется в пределах 26—34 °С.

была натянута перепонка, образующая неподвижные или малоподвижные широкие «крылья».

Возможно, вымирание последних котилозавров —проколофонов— в конце триаса было связано с их конкуренцией с экологически близкими к ним, но более совершенными ящерицами.

Многочисленны и разнообразны в триасе были и представители другого ствола завропсид — архозавры. Корневой группой этого ствола являются псевдозухии (Pseudosuchia), или текодонты (Thecodontia, рис. 43), — преимущественно небольшие животные, примитивные представители которых внешне несколько напоминали ящериц. Но у псевдозухий череп сохранял типичное диапсидное строение, зубы сидели в специальных ячейках (текодонтный тип), а не прикреплялись к краю челюсти, как у ящериц. Для псевдозухий была характерна тенденция к удлинению задних конечностей, связанная с переходом к быстрому бегу на двух ногах (бипедальная локомоция). Нужно отметить, что и ящерицы при максимальной скорости бегут лишь на двух задних конечностях, приподняв переднюю часть тела и длинный хвост над землей [1]. Такой способ убыстрения бега был, видимо, характерен и для псевдозухий, но у последних он получил более значительное развитие. Среди их потомков появились настоящие двуногие формы (см. ниже).

Рис. 43. Псевдозухии:
а — Ornithosuchus (по Гейльману); *б* — Scleromochlus (по Абелю).



[1] См.: Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных. Л., 1968.

Большинство псевдозухий были хищниками мелкого и среднего размеров, но самые крупные достигали в длину 3,5 м. Одни из них стали быстро бегающими наземными животными, другие приспособились к лазанию по деревьям. Среди лазающих псевдозухий уже в раннем триасе появились планирующие формы (Podopteryx), подобные упомянутым выше «летающим» ящерицам — кюнеозавру и икарозавру. Но, в отличие от них, у подоптерикса летательные перепонки были натянуты между телом, передними и задними конечностями и хвостом. Остатки подоптерикса были обнаружены А. Г. Шаровым (1971) в нижнетриасовых отложениях Ферганы (Мадыген).

Некоторые группы псевдозухий перешли к полуводному, или амфибиотическому, образу жизни. В среднем и позднем триасе широко распространены были фитозавры (Phytosauria), имевшие внешнее сходство с крокодилами. В позднем триасе от псевдозухий возникли и настоящие крокодилы (Crocodilia), оказавшиеся лучше приспособленными к роли амфибиотических хищников и быстро вытеснившие фитозавров. И фитозавры, и крокодилы конкурировали в водоемах с последними стегоцефалами — лабиринтодонтами, представленными в триасе очень крупными формами с огромным уплощенным черепом (достигавшим у Mastodonsaurus в длину 125 см). Однако и эти гиганты не выдержали конкуренции с водными рептилиями. Последние стегоцефалы вымерли к середине юрского периода. Зато выжили самые мелкие потомки лабиринтодонтов, давшие начало бесхвостым земноводным (Anura); наиболее древние представители последних (Protobatrachus), еще имевшие небольшой хвост, известны из отложений нижнего триаса.

В триасе появились также черепахи (Chelonia) и ряд других групп пресмыкающихся, которые заслуживают особого рассмотрения.

ЖИЗНЬ В МЕЗОЗОЙСКИХ МОРЯХ И МОРСКИЕ РЕПТИЛИИ

Теплые моря, заливы и лагуны океанов Тетис, Тихого и начинавших формироваться Атлантического и Индийского в мезозое были богаты жизнью. После пермского вымирания разнообразие морских организмов в триасе вновь возрастает. В эволюционных стволах, переживших пермский кризис, появляются многочисленные новые виды и новые крупные ветви. По-видимому, в мезозое возник новый тип водорослей: во всяком случае, начиная лишь с юрских отложений достоверно известны ископаемые остатки представителей диатомовых водорослей (тип Diatomeae).

В донной фауне опять обильны мшанки; многочисленны морские ежи и морские звезды. Постепенно растет численность и разнообразие брюхоногих моллюсков. Среди двустворчатых моллюсков выделяется мезозойская группа рудистов (Rudistae), неподвижно прикреплявшихся к субстрату одной из створок своей асимметричной раковины, которая у ряда форм достигала размера 1,5 м. В триасе начинается бурный расцвет аммонитов и белемнитов. Мезозойские головоногие были очень разнообразны и по форме раковины, и по раз-

мерам, варьировавшим у аммонитов от нескольких миллиметров до 3 м. Белемниты, подобно современным кальмарам, стремительно проносились в толще воды, охотясь за мелкими рыбами, а аммониты медленно переплывали, поднимаясь к поверхности или опускаясь ко дну с помощью замечательной раковины. Вероятно, всплывавшие трехметровые гиганты представляли собой удивительное зрелище.

Постепенно обновилась и ихтиофауна. В юрское время сформировались существующие и ныне группы пластинчатожаберных хрящевых рыб — акулы (Selachoidei) и скаты (Batoidei). Среди костных рыб появились новые группы актиноптеригий: костные ганоиды (Holostei) и костистые рыбы (Teleostei). Первые пережили расцвет в юрском и начале мелового периода; вторые возникли в юрском периоде, а начиная с мелового времени стали доминирующей группой (к костистым принадлежит 95% всех современных видов рыб). Продолжали существовать в мезозойских морях и представители кистеперых — целаканты.

Всякая группа организмов, сумевшая в ходе эволюционных преобразований достичь нового уровня организации, под давлением естественного отбора начинает «экологическую экспансию», осваивая все доступные на этом новом уровне организации местообитания, способы питания и т. п. Разнообразие развивающихся при этом приспособлений (адаптаций) и возникающих жизненных форм зависит от совершенства и пластичности организации данной группы. Несомненно, одной из самых поразительных в этом отношении групп являются рептилии, которые в мезозое освоили практически все возможные типы местообитаний и дали фантастическое разнообразие жизненных форм, не превзойденное ни одним другим классом животных. Ниже мы рассмотрим наиболее интересные формы наземных и летающих рептилий юрского и мелового периодов; здесь же остановимся на мезозойских пресмыкающихся, перешедших к водному образу жизни.

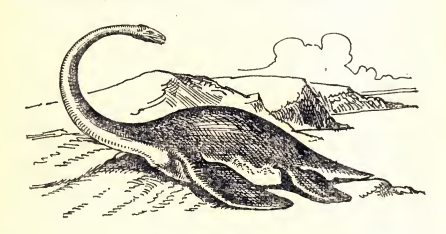
Триас ознаменовался успешным освоением рептилиями не только пресных водоемов (фитозавры и крокодилы), но и морей. Морские рептилии получили в мезозое широкое распространение и были чрезвычайно разнообразны: одни из них жили на мелководье в прибрежной зоне и, вероятно, сохраняли некоторую связь с сушей; другие стали обитателями открытого океана и никогда не выходили на берег.

Среди первых наиболее известны завроптеригии (Sauropterygia). Это были животные довольно странного облика (рис. 44): массивное широкое туловище, имевшее, однако, обтекаемую форму, впереди продолжалось длинной и тонкой шеей (у некоторых форм шея была длиннее туловища), а сзади заканчивалось длинным сжатым с боков веслообразным хвостом, несущим сверху небольшой хвостовой плавник. Передние и задние конечности у более специализированных к жизни в море плезиозавров (Plesiosauria) имели строение широких и мощных ластов, которые были основными движителями в воде. Хвостовой плавник был невелик и мог помогать при плавании лишь с малой скоростью, в основном же он, вероятно, служил рулем.

Ласты могли, вероятно, использоваться и на суше, при выползании на прибрежные отмели для откладки яиц, как это делают современные морские черепахи. Однако даже такое кратковременное возвращение на сушу для некоторых плезиозавров было очень затруднено их огромными размерами: ряд юрских и меловых видов достигал в длину 12—16 м (плиозавры, эласмозавры).

Причудливый облик плезиозавров имеет, однако, современную аналогию (хотя и в миниатюре): у морских змей ластохвостов (Hydrophis) также имеется утолщенное туловище, плоский хвост и длинная тонкая шея (в 4—5 раз более тонкая, чем туловище). Такие пропорции тела помогают водному хищнику использовать массивное и широкое туловище как своего рода опору в воде на плаву, по отношению к которой голова на длинной и гибкой шее имеет значительную подвижность при ловле добычи и борьбе с нею.

Рис. 44. Плезиозавр Peloneustes (реконструкция З. Буриана).



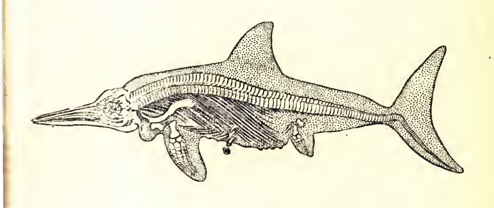
Пищей завроптеригиям служили различные рыбы и головоногие (аммониты и белемниты). Большинство плезиозавров, обладавших небольшой головой на тонкой и длинной шее, питалось относительно некрупной добычей. Зато появившиеся в позднеюрское время крупные плиозавры (Pliosauroidea) имели огромный череп (до 3 м у 12-метровых ящеров) с острыми зубами длиной до 10 см. Эти морские хищники могли, вероятно, питаться крупными глубоководными головоногими (подобно современным кашалотам) и даже нападать на более мелких плезиозавров и других морских рептилий.

Близкими родственниками завроптеригий были плакодонты (Placodontia) — еще одна любопытная группа морских пресмыкающих-

ся, существовавшая в триасе. Плакодонты были более мирными, чем их хищные родственники. Одни из них напоминали современных морских черепах и даже имели панцирь из кожных окостенений — остеодерм; другие — современных морских млекопитающих — сирен (дюгоней и ламантинов). Зубы плакодонтов имели форму широких крепких пластин и, вероятно, служили для раздавливания раковин моллюсков и панцирей ракообразных.

Наиболее совершенными пловцами среди морских рептилий мезозоя, бороздившими как прибрежные моря, так и открытый океан, были ихтиозавры (Ichthyopterygia). Их название означает «рыбоящеры», что подчеркивает внешнее сходство этих животных (рис. 45) с рыбами. Действительно, тело ихтиозавров приобрело идеально приспособленную для быстрого плавания рыбообразную форму (характерную также для современных дельфинов среди китообразных, с которыми ихтиозавры сходны, пожалуй, еще более, чем с рыбами).

Рис. 45. Ихтиозавр Leptopterygius (экземпляр скелета с отпечатком кожи).



Размеры ихтиозавров чаще всего составляли 3—5 м, но некоторые виды достигали в длину 13 м. Череп ихтиозавров напоминал дельфиний большими глазницами, длинной узкой мордой, наверху у основания которой располагались ноздри, и длинными узкими челюстями, усаженными многочисленными тонкими и острыми зубами. Как рыбы и китообразные, ихтиозавры плавали за счет работы большого хвостового плавника, расположенного, как у рыб, в вертикальной плоскости (у дельфинов и других китообразных хвост располагается горизонтально). Имелся и спинной плавник — стабилизатор движения.

Однако опорой плавников у ихтиозавров служили не скелетные элементы, как у рыб, а, как и у китообразных, плотная соединительная ткань. Парные конечности, превращенные в ласты, играли роль рулей глубины. В ластах ихтиозавров, как и у плезиозавров было увеличено количество фаланг пальцев (гиперфалангия), а у некоторых видов рыбоящеров увеличено было и число пальцев (до 10; гипердактилия), так что скелет конечности включал до 200 небольших костей, расположенных правильными рядами, обеспечивая прочность и гибкость ласта.

Ихтиозавры, по всей вероятности, уже не могли выходить на сушу даже для откладки яиц. Вероятно, они стали живородящими. Живорождение (даже с образованием примитивной плаценты) не так уж редко среди пресмыкающихся: оно характерно, в частности, для целого ряда видов современных ящериц и змей. О живорождении у ихтиозавров свидетельствуют и находки палеонтологов: были обнаружены скелеты крупных особей (самок?), внутри которых находились скелетики маленьких ихтиозавров, иногда свернутые кольцом (как зародыши в яйце), иногда располагавшиеся так, что хвостовая часть скелета детеныша должна была выступать наружу из отверстия клоаки матери. Можно предполагать, что последние случаи связаны с гибелью самки-ихтиозавра вместе с детенышем в момент родов. Судя по этим данным, у ихтиозавров при родах, как и у современных китообразных, детеныши выходили хвостом вперед и сразу же рефлекторно начинал работать хвостовой плавник.

Любопытно, что вместе с некоторыми скелетами ихтиозавров были обнаружены остатки фоссилизованной кожи, причем сохранились даже пигментные гранулы. Исследовавшая эти остатки М. Уайтиэр (1956) пришла к выводу, что ихтиозавры при жизни имели темно-коричневую окраску.

Было обнаружено также фоссилизованное содержимое желудков некоторых ихтиозавров: в нем оказались остатки головоногих моллюсков и рыб. Вероятно, в мезозойских морях ихтиозавры соответствовали в экологическом отношении современным дельфинам. Приспособление к сходному образу жизни в одной и той же среде обитания и привело к значительному конвергентному сходству тех и других.

Происхождение специализированных водных рептилий — завроптеригий и плакодонтов, объединяемых в подкласс синаптозавров (Synaptosauria), так же как и ихтиозавров, до сих пор остается дискуссионным. Многие палеонтологи склоняются к мнению об их независимом возникновении непосредственно от какой-либо группы котилозавров (капториноморфов или проколофонов). Высказывалось также предположение о родстве ихтиозавров с черепахами (Р. Эпплби, 1959) или с синаптозаврами (А. Ромер, 1968; Ф. фон Хюне, 1964) и, соответственно, общем происхождении этих групп от капториноморфов, проколофонов или пеликозавров.

Завроптеригии в лице своих наиболее примитивных представителей — нотозавров (Nothosauria), еще не имевших настоящих ластов, но лишь укороченные конечности с плавательными перепонками

между пальцами, появились в раннем триасе. Ихтиозавры известны начиная со среднего триаса. Расцвет обеих групп приходится на юрский период и первую половину мелового. Отметим, что ископаемые остатки завроптеригий и ихтиозавров нередко встречаются в юрских осадочных породах на Русской равнине. Целые скелеты плиозавров были обнаружены при разработках горючих сланцев в Поволжье.

Помимо синаптозавров и ихтиозавров, к жизни в море перешли и многие другие мезозойские рептилии. Можно сказать, что все подклассы пресмыкающихся имели в море своих представителей. В позднеюрское время появились первые морские черепахи. Некоторые морские черепахи мелового периода достигали крупных размеров (длиной свыше 3,5 м).

Архозавры были представлены в море специализированными группами крокодилов, в какой-то мере конкурировавшими с ихтиозаврами. Морские крокодилы были очень многочисленны во второй половине мезозоя. Некоторые из них (метриоринхи — Metriorhynchidae), как и ихтиозавры, приобрели рыбообразное тело, вертикальный хвостовой плавник и ластообразные конечности.

Лепидозавры также делали неоднократные попытки «овладеть океаном». Среди морских ящериц наиболее замечательны позднемеловые мозазавры (Mosasauridae), достигавшие в длину 10 м и ставшие столь же совершенными пловцами, как ихтиозавры и метриоринхи. Мозазавры по времени возникновения и существования были самыми поздними из этих трех конвергентных групп. Высказывались предположения, что конкуренция со стороны мозазавров могла сыграть роль в вымирании ихтиозавров, большинство видов которых исчезло уже в середине мелового периода.

ВЕК ДИНОЗАВРОВ

К концу триаса произошло постепенное «выравнивание» климатических условий на значительной части континентов, о чем говорит, в частности, очень однообразный и в целом сходный характер флоры на больших пространствах континентов, входивших прежде в состав Гондваны и Лавразии. Растительность юрского периода (рис. 46) характеризовалась преобладанием различных групп голосеменных (цикадовые, беннеттиты, хвойные, гинкговые) и древовидных папоротников; широко распространены были также крупные хвощи (среди которых, например, Equisetites arenaceus достигал в высоту 10 м и в диаметре 25 см).

В условиях ровного и очень теплого климата в средней части мезозоя завропсидные рептилии достигли максимального расцвета. Это было время удивительных животных, получивших широкую известность под названием «динозавры» («страшные ящеры»). Название это относится к нескольким независимым группам рептилий из подкласса архозавров и в современном понимании не имеет опре-

деленного таксономического статуса [1] (подобно термину «стегоцефалы», см. выше). Хотя среди ученых еще нет единства мнений в отношении классификации динозавров, наиболее распространено распределение этих животных по двум отрядам: ящеротазовых (Saurischia) и птицетазовых (Ornithischia), отличавшихся друг от друга рядом признаков, в частности строением пояса задних конечностей. У птицетазовых лобковая кость имела особый отросток, тянувшийся назад под седалищной костью, тогда как у ящеротазовых такого отростка не было (рис. 47).

Динозавры одним или несколькими независимыми корнями (во-

Рис. 46. Ландшафт юрского периода (по З. Буриану).

На первом плане — цветущий беннеттит Cycadeoidea, правее на втором плане — древовидный беннеттит Williamsonia, слева на втором плане — древовидный папоротник, в лагуне — заросли хвощей, на заднем плане — хвойные и гинкговые.



прос этот остается дискуссионным) возникли от псевдозухий. Древнейшие остатки ящеротазовых известны из среднетриасовых, а птицетазовых — из верхнетриасовых отложений Восточной и Южной Африки. Примитивные динозавры унаследовали от псевдозухий тенденцию передвигаться на двух задних конечностях (бипедальность).

При сохранении примитивного положения конечностей (см. выше) бипедальная локомоция позволяет увеличивать скорость (В. Б. Суханов, 1968). Кроме того, при двуногом передвижении передняя часть тела высоко поднимается над почвой, что увеличивает обзор и уменьшает опасность перегрева при длительном пребывании животного на сухих открытых участках, где почва раскаляется под

[1] Некоторые палеонтологи (А. К. Рождественский, 1964; Р. Баккер, П. Гальтон, 1974; А. Десмонд, 1975) считают, что динозавры представляют единую группу рептилий, имеющую монофилетическое происхождение.

лучами яркого солнца. Бипедальность была широко распространена среди динозавров, хотя некоторые их группы по различным причинам вновь вернулись к опоре на четыре конечности.

Как и у звероподобных рептилий, у динозавров конечности располагались в вертикальной плоскости под телом, что обеспечивало бо́льшую экономичность передвижения (по сравнению с группами, сохранившими позу пресмыкания). Вероятно, двуногие ящеры передвигались подобно современным страусоподобным птицам, используя бег или ходьбу с чередованием опоры на левую и правую ногу. Длинный мускулистый хвост уравновешивал высоко поднятую тяжелую голову и переднюю часть тела; возможно, хвост также служил дополнительной опорой при стоянии в выпрямленной позе. Передние конечности у бипедальных динозавров либо использовались как хватательные, либо подвергались редукции.

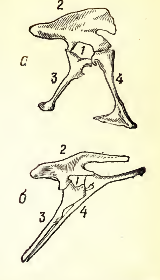


Рис. 47. Строение тазового пояса у ящеротазовых *(а)* и птицетазовых *(б)* динозавров:

1 — вертлужная впадина; *2* — подвздошная кость; *3* — седалищная кость; *4* — лобковая кость.

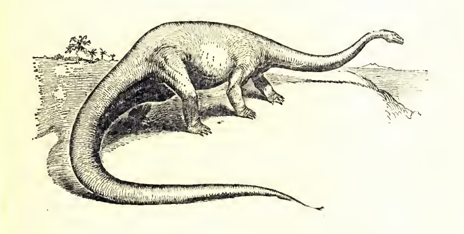
В юрском и меловом периодах динозавры доминировали среди наземных животных, заселив всевозможные местообитания и дав огромное разнообразие форм, которые поражают воображение гротескной причудливостью облика, а иногда и огромными размерами.

Безусловный рекорд в последнем отношении принадлежит ящеротазовым динозаврам из группы завропод (Sauropoda), среди которых были самые крупные из когда-либо существовавших на Земле четвероногих животных. Например, диплодок (Diplodocus, рис. 48) достигал в длину 25—30 м при высоте в области середины спины около 4 м, масса этого животного составляла около 30 т. Несколько более короткий (длиной 24 м) брахиозавр (Brachiosaurus) имел более высокие передние конечности и массивное тело, масса которого, по расчетам, могла достигать 45—50 т. Из всех животных Земли на протяжении всей истории жизни больше и тяжелее завропод лишь некоторые наиболее крупные современные китообразные, но нужно помнить, что киты — чисто водные животные, тогда как завроподы оставались по общему облику наземными четвероногими. Правда, и завроподы значительную часть жизни, скорее всего, проводили в воде или по берегам водоемов. Об этом говорят, помимо гигантских размеров и массы, при которых очень трудно свободно передвигаться по суше, многие особенности строения этих удивительных животных

(например, смещение отверстий ноздрей по верхней стороне черепа назад, так что они располагались рядом с глазницами). Когда животное находилось в воде, длинная шея позволяла поднимать голову над поверхностью для дыхания и обзора (брахиозавр мог поднять голову выше крыши трехэтажного дома), а также добывать корм со дна водоемов. Судя по строению зубов, мелких, тонких, иногда ложкообразных, завроподы были растительноядными животными, питавшимися, вероятно, какими-то сочными, мягкими и обильными водными растениями.

Колоннообразные конечности завропод опирались на огромную

Рис. 48. Диплодок (Diplodocus) (реконструкция З. Буриана).

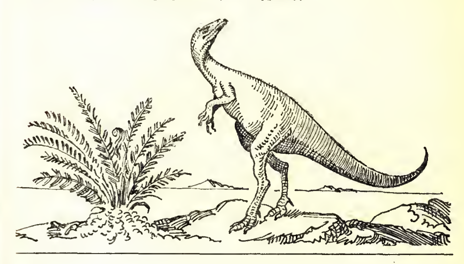


стопу, пальцы которой были вооружены большими когтями. Вероятно, последние помогали животным прочно удерживаться на месте при ударах волн. Возможно, завроподы могли и плавать с помощью работы сжатого с боков мощного хвоста. Завроподы обитали по берегам морей и озер, где они могли бродить в воде многочисленных лагун, речных дельт и эстуариев, в приливо-отливной зоне (занимавшей на низменных материках мезозоя гораздо бóльшие площади, чем ныне), среди мангровых зарослей.

Другой группой ящеротазовых были тероподы (Theropoda), включавшие разнообразных двуногих хищников, которые в мезозое заняли место синапсидных хищных рептилий пермского периода. Среди теропод более примитивны были целюрозавры (Coelurosauria) — мелкие подвижные формы (размерами от нескольких десятков сантиметров до нескольких метров) с длинными передними конечностями (рис. 49), помогавшими при ловле добычи. Питались целюро-

завры, вероятно, разнообразной пищей, включавшей крупных беспозвоночных и мелких позвоночных (подобных ящерицам, лягушкам или мезозойским млекопитающим), а также, возможно, раскапывали кладки яиц более крупных рептилий. Некоторые целюрозавры могли даже специализироваться на этом последнем способе питания. В частности, такое предположение высказывалось по отношению к позднемеловой группе орнитомимид (Ornithomimidae) — легких и быстрых страусоподобных целюрозавров с длинными хватательными передними конечностями и беззубыми челюстями, одетыми, вероятно, роговым клювом.

Рис. 49. Целюрозавр Compsognathus (по З. Буриану).



Второй группой теропод были карнозавры (Carnosauria), к которым принадлежали самые крупные хищники, когда-либо существовавшие на суше (мегалозавры — Megalosauridae и дейнодонты — Deinodontidae). Некоторые из этих чудовищ, например тираннозавр, или «царственный ящер — тиран» (Tyrannosaurus rex, рис. 50), достигали в длину 12 — 14 м. Полутораметровый череп, вооруженный острыми, кинжалообразно изогнутыми зубами с пильчатыми краями (длиной до 10—15 см), находился на высоте 4—6 м. По расчетам, масса тираннозавров достигала 2 т. Передние конечности у этих гигантских хищников редуцировались до маленьких придатков с 2—3 пальцами. Зато череп обладал подвижной верхней челюстью: черепной кинетизм, унаследованный наземными позвоночными от далеких предков (см. выше), у теропод значительно усовершенствовался (рис. 38), как и у лепидозавров, но на несколько другой основе. Вероятно, подвижность верхней че-

люсти в какой-то мере компенсировала редукцию передних конечностей. Подвижность верхней челюсти позволяет лучше удерживать добычу; кинетический череп в этом отношении имеет такое же преимущество перед акинетическим, т. е. лишенным подвижности верхней челюсти, как рука с гибкими пальцами перед клешней.

Вероятно, основным способом нападения крупных карнозавров на добычу было преследование (едва ли такие гиганты могли подстерегать добычу в засаде) с последующим страшным ударом тяжелого черепа, вооруженного кинжалообразными зубами, сверху, с высоты огромного роста хищника, в шею или спину жертвы. Не слу-

Рис. 50. Тираннозавр (Tyrannosaurus) (реконструкция К. К. Флерова).



Рис. 51. Завролоф (Saurolophus) (реконструкция К. К. Флерова).



чайно у многих растительноядных динозавров имелись специальные приспособления для защиты шеи и спины от ударов сверху.

Следует упомянуть, что среди карнозавров были не только гигантские, но и более мелкие хищники (размером 1—2 м). При сохранении того же общего плана строения, карнозавры были достаточно разнообразны. В связи с этим упомянем, например, мелового спинозавра (Spinosaurus), у которого остистые отростки туловищных позвонков были гипертрофированы, достигая в длину 1,8 м. Очевидно, вдоль спины этого крупного двуногого хищника тянулся высокий гребень, подобный спинному парусу некоторых пеликозавров и также, вероятно, игравший роль в терморегуляции.

Все птицетазовые динозавры были растительноядными животными. Среди них имелись и двуногие и четвероногие ящеры. Первые (подотряд орнитопод — Ornithopoda) варьировали в размерах от 1 до 15 м. Масса взрослых особей крупных видов в среднем составляла

около 5,5 т. Это были наземные или полуводные формы с довольно разнообразными пропорциями тела и внешним обликом. Представители наземных групп: пситтакозавры, или «ящеры-попугаи» (Psittacosauridae), и игуанодоны (Iguanodontidae) имели на пальцах небольшие копытца. Эти животные, вероятно, обитали во влажных тропических лесах и питались сочной зеленью и плодами. Пситтакозавры получили название за внешнее сходство их черепа (с высоким сжатым с боков роговым клювом на передней части челюстей) с таковым попугаев (Psittaci); игуанодоны обладали крупными зубами, коронки которых (с небольшими зубчиками на режущем крае) напоминали зубы современных растительноядных ящериц игуан. Большие пальцы на передних конечностях игуанодонов были вместо копыт снабжены крепкими острыми когтями, вероятно, использовавшимися этими животными при обороне от нападений хищников. Размеры игуанодонов достигали 10 м.

У позднемеловых орнитопод — гадрозавров (Hadrosauridae, рис. 51), называемых также «утконосыми динозаврами» (за форму передней части челюстей, лишенной зубов и одетой роговым «утиным» клювом), между пальцами передних и задних конечностей имелись плавательные перепонки, сохранившиеся у мумифицированных экземпляров, найденных в Северной Америке. Гадрозавры жили, подобно завроподам, по берегам различных водоемов и в мангровой зоне, но в более закрытых (лесных) и, возможно, болотистых ландшафтах. Зубы этих животных были приспособлены к перетиранию жесткой растительной пищи: позади клюва располагалось несколько рядов зубов, тесно прилежащих друг к другу и составлявших «зубные батареи», которые включали до 500 зубов в одной половине челюсти (т. е. общее число зубов было около 2000). У многих гадрозавров череп был снабжен гребнем или шлемом, образованным разросшимися предчелюстными, носовыми и лобными костями. Внутри шлема находилась полость, связанная с носовым ходом. Назначение этого приспособления остается пока непонятным.

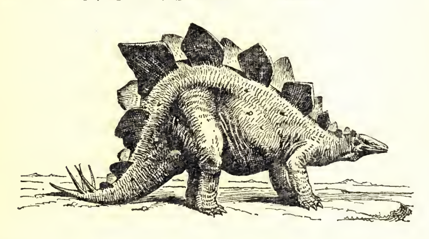
Другие группы птицетазовых динозавров вернулись к четвероногому передвижению. Пожалуй, наиболее странный облик среди них имели стегозавры (Stegosauria, рис. 52). Это были крупные (длиной 6—9 м) животные с маленькой, низко посаженной головой, позади которой высокой крутой дугой горбилась спина. Задняя часть туловища была приподнята на задних конечностях, которые были вдвое длиннее передних. Более длинные задние конечности вообще характерны для подавляющего большинства динозавров, что, вероятно, связано с двуногостью примитивных представителей во всех их группах. Но самой причудливой особенностью стегозавров было их защитное приспособление в виде двух рядов огромных костных пластин и шипов, вертикально укрепленных в толстой коже животного над позвоночником и тянувшихся от затылка до кончика хвоста.

Вероятно, стегозавры были медлительными сухопутными животными. Они просуществовали лишь до раннего мела, когда их сменили другие крупные растительноядные динозавры, которые, вероятно,

были лучше защищены от нападений гигантских меловых карнозавров.

В течение всего мелового периода существовали анкилозавры (Ankylosauria, рис. 53), которых называют иногда «ящерами-танками». Анкилозавры имели длину 3,5—5 м при средней массе 3,7 т. В противоположность стегозаврам анкилозавры имели широкое приземистое тело, поддерживаемое короткими толстыми ногами. У анкилозавров чрезвычайно сильное развитие получили остеодермы, вторичные кожные окостенения, прираставшие к поверхности костей черепа (придавая ему облик, напоминавший череп древних парейазавров)

Рис. 52. Стегозавр (Stegosaurus) (реконструкция З. Буриана).



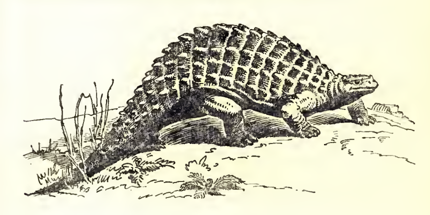
и образовавшие костный панцирь на шее, туловище и хвосте из поперечных рядов шипов или пластинок.

В позднемеловое время существовала еще одна группа растительноядных четвероногих птицетазовых динозавров — рогатые динозавры, или цератопсы (Ceratopsia, рис. 54), которых можно назвать своего рода рептилиями-носорогами. Цератопсы достигали в длину 6 м при высоте до 2,5 м и средней массе около 4,3 т. Защитные приспособления цератопсов включали прочный костный «воротник», образованный разрастаниями теменных и чешуйчатых костей назад и закрывавший шею сверху и сбоку. Помимо этого органа пассивной защиты, многие цератопсы имели и приспособления, так сказать, для «активной обороны»: на морде и над глазами возвышались три крепких и острых рога (откуда и название одного из характерных родов: Triceratops — «трехрогий»), иногда на скулах сидела еще пара дополнительных рогов. Вероятно, взрослые цератопсы могли обороняться даже от нападений крупных хищников.

Среди биологических особенностей динозавров чаще всего обращают внимание на широкое распространение среди этих рептилий гигантизма. Действительно, многие динозавры были очень крупными, а некоторые — гигантскими животными (необходимо подчеркнуть, что отнюдь не все динозавры были гигантами, среди них были и сравнительно небольшие ящеры, хотя и эти последние были в среднем крупнее, чем большинство лепидозавров). Крупные размеры тела обеспечивают животным определенные физиологические преимущества.

С общим увеличением размеров поверхность тела возрастает (при-

Рис. 53. Анкилозавр Talarurus (реконструкция Н. А. Яньшинова).



ближенно) в квадрате, а объем (а также масса) — в кубе по отношению к линейным размерам. В результате отношение поверхности тела к его массе у более крупных животных будет при одинаковых пропорциях тела существенно меньше, чем у мелких. Поэтому крупные размеры оказываются в энергетическом отношении выгоднее: теплоемкость тела велика, а теплообмен с внешней средой через поверхность тела относительно мал; следовательно, уменьшается зависимость температуры тела от внешних температур, уменьшается риск перегрева и переохлаждения организма. По расчетам Е. Кольберта, Р. Коулса и Ч. Боджерта, у крупных динозавров для повышения температуры тела всего на 1° потребовалось бы 86 ч непрерывного пребывания на солнце. Соответственно, при большой массе и относительно малой поверхности тела замедляется и понижение температуры тела при пребывании животного в среде с низкой температурой.

В условиях преобладания ровных теплых климатов в течение большей части мезозоя взрослые крупные динозавры, вероятно, обладали

практически постоянной оптимальной температурой тела при общем характере метаболизма и систем терморегуляции, вполне сходных с таковыми современных рептилий [1]. Такая температура тела постепенно формировалась в онтогенезе: молодые животные имели небольшие размеры, и их температура должна была изменяться, как и у современных рептилий; вероятно, они также использовали обогревание в лучах солнца (гелиотермию) для достижения оптимальной температуры.

Физиологически динозавры были, скорее всего, в целом сходны с современными архозаврами — крокодилами. Вполне вероятно

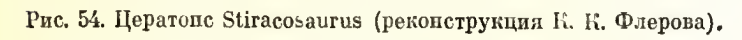
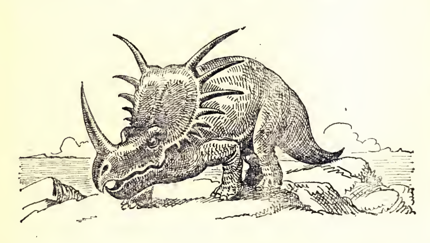


Рис. 54. Цератопс Stiracosaurus (реконструкция К. К. Флерова).



наличие у динозавров четырехкамерного сердца и двух дуг аорты, начинающихся от разных желудочков и имеющих между собой связь (анастомоз), что позволяло (как у современных крокодилов и в несколько другой форме у всех других современных рептилий) регулировать поток крови, направляемый в тот или другой из отходящих от сердца сосудов, в зависимости от физиологической необходимости. В частности, при инсоляции или при нырянии у водных форм

[1] В последние годы некоторое распространение получила гипотеза Р. Баккера (1972, 1975), что динозавры были настоящими гомойотермными животными (имели постоянную температуру тела, основанную на высоком уровне метаболизма и интегрированных системах терморегуляции, подобно птицам и млекопитающим). Однако эта гипотеза основывается лишь на косвенных данных, которые легко поддаются противоположной интерпретации, а некоторые из них сами являются лишь предположениями. В целом гипотеза Р. Баккера не имеет под собой никаких серьезных оснований.

уменьшается приток крови из правого желудочка в легочные артерии и, соответственно, возрастает в левую дугу аорты.

Как и у современных рептилий, головной мозг динозавров имел относительно небольшие размеры. Особенно это бросается в глаза у гигантских форм, полость мозговой коробки которых поражает своими ничтожно малыми размерами по отношению к размерам черепа и всего тела. Зато спинной мозг был сильно утолщен в крестцовой области, причем нередко это утолщение было много больше по объему, чем головной мозг. Вероятно, здесь находились нервные центры, ответственные за работу задних конечностей, хвоста и за различные безусловнорефлекторные реакции. Особенно велико было крестцовое утолщение спинного мозга у завропод. Например, у диплодока его поперечный диаметр примерно в 20 раз превышал таковой головного мозга (что, собственно, и подчеркнуто в названии этого животного: Diplodocus — «дву-ум»).

Как и большинство современных рептилий, динозавры были яйцекладущими животными. Известны довольно многочисленные находки ископаемых яиц, которые считают принадлежащими динозаврам. В верхнемеловых отложениях Прованса (Франция) были обнаружены хорошо сохранившиеся кладки яиц, предположительно, отложенные орнитоподами. Кладки включают по 4—8 яиц, объем каждого из которых составляет 0,4—3,3 л. Обычно внутри известковой скорлупы ископаемых яиц не сохраняется никаких следов зародыша. Лишь в 1972 г. А. В. Сочава впервые описал фоссилизованные остатки скелета эмбриона в яйце динозавра, найденном в верхнемеловых отложениях Восточной Гоби. Не исключено, что по крайней мере некоторые динозавры могли быть живородящими. По аналогии с крокодилами кажется вполне оправданным предположение, что динозавры обладали достаточно сложными формами поведения, включавшими охрану яйцевых кладок и новорожденных детенышей.

Многочисленные местонахождения с ископаемыми остатками различных динозавров и их яиц из разных горизонтов мела на территории Монголии были раскопаны Монгольской палеонтологической экспедицией Академии наук СССР в 1946—1949 гг. [1]. С 1969 г. эти работы продолжает совместная Советско-Монгольская палеонтологическая экспедиция. Богатые сборы экспедиций представлены в Палеонтологическом музее АН СССР в Москве. Их изучение внесло важный вклад в понимание развития жизни в конце мезозоя и начале кайнозоя.

На территории Советского Союза ископаемые остатки динозавров встречаются в верхнемезозойских отложениях Кузбасса, откуда А. К. Рождественским описаны остатки пситтакозавров, и в Приамурье, где были обнаружены остатки гадрозавра, описанного А. Н. Рябининым в качестве рода Mandschurosaurus.

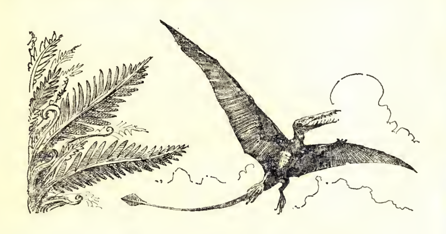
---

[1] Работа этой экспедиции и собранные ею материалы описаны в книгах: Рождественский А. К. На поиски динозавров в Гоби. М., 1954; Ефремов И. А. Дорога ветров. М., 1956.

Архозавры в мезозое овладели не только сушей, но и воздухом (их попытки выйти в море были менее успешны). По крайней мере две группы этих рептилий приобрели способность к полету.

Первой из них были птерозавры (Pterosauria) — летающие ящеры (рис. 55, 57), появившиеся в начале юрского периода. Крылья птерозавров, как у летучих мышей, были образованы летательными перепонками, натянутыми между передними и задними конечностями и телом. Но если у летучих мышей крыло поддерживается четырьмя

Рис. 55. Рамфоринх (Rhamphorhynchus) (реконструкция З. Буриана).



удлиненными пальцами передней конечности, то у птерозавров — лишь одним гипертрофированным четвертым пальцем. Три других пальца кисти у них были свободны, имели когти и располагались на сгибе крыла. Вероятно, птерозавры могли использовать их при лазании и цеплянии. Крыло летающих ящеров было, по-видимому, механически менее прочным, чем таковое летучих мышей. Однако птерозавры были способны к достаточно разнообразным формам полета, как это было показано аэродинамическими расчетами и экспериментами с моделями, имитирующими летательный механизм этих животных.

Многие особенности строения птерозавров предвосхитили связанные с полетом приспособления птиц и летучих мышей (возникшие независимо у каждой из этих трех групп летающих позвоночных). Так, скелет птерозавров характеризовался высокой прочностью и легкостью, многие кости были пневматизированы, облитерировались

швы между рядом костей черепа, сильно развитая грудина несла продольный киль для увеличения поверхности прикрепления летательных мышц. Хотя у примитивных птерозавров сохранялись зубы, высшие представители этой группы их утратили и приобрели роговой клюв. Головной мозг летающих ящеров в целом ряде отношений напоминал мозг птиц: полушария переднего мозга значительно увеличены, тогда как обонятельные доли редуцированы, очень велик мозжечок, крупные зрительные доли среднего мозга оттеснены вниз и отчасти прикрыты большими полушариями и мозжечком.

Тело птерозавров было покрыто не чешуей, как у большинства



Рис. 56. Археоптерикс (Archaeopteryx lithographica) (реконструкция З. Буриана).

Рис. 57. Птеродактиль (Pterodactylus) (реконструкция З. Буриана).

рептилий, а тонкими волосообразными придатками, сохранившимися, как и летательные перепонки, на отпечатках в тонкозернистых породах, вмещающих ископаемые остатки. К сожалению, невозможно установить, были ли эти покровные образования настоящими волосами, подобными таковым млекопитающих, или представляли совершенно особый тип производных покровов (для этого нужно выяснить их тонкое строение и эмбриональное развитие).

Более примитивной группой летающих ящеров являются юрские рамфоринхи (Rhamphorhynchoidea, рис. 55), обладавшие длинным хвостом и хорошо развитыми зубами. В позднеюрское время появляются птеродактили (Pterodactyloidea, рис. 57), у которых хвост редуцировался (как и у высших птиц). Вероятно, птеродактили обладали более совершенным полетом, чем рамфоринхи.

Разные формы летающих ящеров сильно различались по размерам тела, строению челюстей, форме крыльев и, очевидно, по характеру

полета и способам питания. Среди птеродактилей встречались виды размером с воробья, а самые крупные представители птерозавров были самыми большими летающими животными, когда-либо существовавшими на Земле. Долгое время рекорд размеров принадлежал позднемеловому птеранодону (Pteranodon) — огромному ящеру, размах крыльев которого составлял 7,5—8 м, а их площадь — 5,8 м²; масса тела птеранодона достигала 18—25 кг. Череп этого летающего гиганта имел странный торчавший далеко назад затылочный гребень (может быть, уравновешивавший длинный тяжелый клюв), и общая длина черепа от конца гребня до переднего конца беззубых челюстей достигала 2 м. В 1975 г. Д. Лоусоном были описаны ископаемые остатки трех особей еще более чудовищного летающего ящера, найденные в верхнемеловых отложениях Техаса. Размах крыльев этого гиганта, названного Quetzalcoatlus, достигал 15,5—21 м.

По предположению Д. Лоусона, гигантские птерозавры питались трупами динозавров, т. е. были аналогами современных крупных птиц-падальщиков: грифов, сипов, стервятников и др. Среди более мелких видов птеродактилей и рамфоринхов были насекомоядные и рыбоядные формы (возможно, некоторые птерозавры могли плавать, подобно современным водоплавающим птицам). У некоторых птеродактилей (Belonochasma, Ctenochasma) в челюстях сидели тесно посаженные, крайне многочисленные (до 1000), очень тонкие и длинные, щетинообразные зубы, которые могли использоваться как цедильный аппарат при питании планктоном.

Мелкие птеродактили и длиннохвостые рамфоринхи при полете, вероятно, часто взмахивали крыльями, тогда как гигантские формы величественно парили высоко в воздухе, используя поддержку его восходящих потоков и помогая себе редкими взмахами огромных крыльев.

Ископаемые остатки летающих ящеров известны главным образом из юрских и меловых отложений Северной Америки и Западной Европы, отдельные находки сделаны также в Южной Америке и Африке. На территории СССР остатки рамфоринхов хорошей сохранности были обнаружены в верхнеюрских отложениях Каратау (Казахстан) (А. Н. Рябинин, 1948; А. Г. Шаров, 1971).

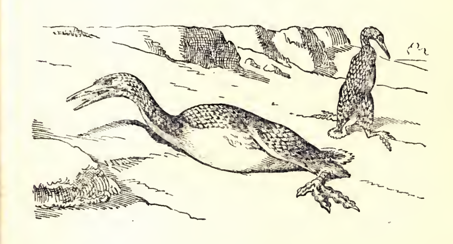
Птерозавры были единственными летающими позвоночными на протяжении большей части юрского периода. В поздней юре у них появились конкуренты, дальнейшие эволюционные преобразования которых привели к формированию более совершенного летательного аппарата и к достижению более высокого общего уровня организации. Это были птицы.

Впрочем, примитивные позднеюрские птицы во многих отношениях еще уступали летающим ящерам и не могли спорить с ними за первенство в воздухе. Остатки древнейших птиц, широко известных археоптериксов, или «первоптиц» (Archaeopteryx lithographica), были найдены в тонкозернистых сланцах Золенгофена (Западная Германия).

В организации археоптерикса (рис. 56) причудливо объединены с одной стороны, птичьи, а с другой — рептильные признаки. По

отпечаткам па сланце видно, что тело первоптицы было покрыто настоящими перьями. Крупные маховые перья формировали несущую поверхность крыльев. Мозговая коробка была увеличена по сравнению с таковой типичных рептилий, и головной мозг рядом особенностей напоминал птичий (Г. Джерисон, 1968), хотя и не в большей степени, чем у птерозавров. С другой стороны, общий облик черепа был вполне обычен для архозавров; челюсти несли хорошо развитые текодонтные зубы. Некоторые птичьи особенности имелись также в поясах конечностей археоптерикса (например, характерная «вилочка», образованная ключицами). Позвоночник сохранял примитивное

Рис. 58. Гесперорнис (Hesperornis) (реконструкция З. Буриана).



строение. Он состоял из амфицельных (двояковогнутых) позвонков и продолжался сзади в длинный хвост, по бокам которого прикреплялись перья (а не веером на конце копчика, как у современных птиц). Кости не были пневматизированы, а грудина невелика и лишена киля, следовательно, у археоптерикса не могло быть мощных летательных мышц. Скелет передних конечностей гораздо более напоминал рептильный, чем птичий; имелось три длинных свободных пальца с когтями.

Вряд ли археоптериксы хорошо летали. Скорее всего, они лишь перепархивали на небольшие расстояния среди кустов и ветвей деревьев. Современные им птерозавры, несомненно, обладали значительно более совершенным полетом.

Задние конечности археоптерикса были устроены так же, как у птиц, но этот тип строения характерен и для многих архозавров, в частности для ящеротазовых теропод.

Птицы, как и летающие ящеры, возникли от мелких архозавров, приспособившихся к лазанию по деревьям. Более древние наземные предки птиц, несомненно, использовали бипедальное (двуногое) передвижение (иначе нельзя объяснить строение задних конечностей птиц). При лазании по деревьям и прыжках с ветки на ветку очень полезны любые приспособления, позволяющие планировать, удлиняя прыжок. У птерозавров таким приспособлением стали летательные перепонки, а у птиц — перья, представляющие собой усложненную модификацию роговых чешуй [1], характерных для всех рептилий. Первоначально основной функцией перьевого покрова была теплоизоляция (эту функцию сохраняют перья и у современных птиц). Усовершенствование этой первичной функции, сопровождавшееся разрастанием перьев и усложнением их структуры, создало предпосылки (явилось преадаптацией, см. выше) для использования перьев в формировании несущей поверхности крыльев, сначала для планирования, а затем и для машущего полета.

Птерозавры, по всей вероятности, произошли от одной из групп позднетриасовых (или среднетриасовых) псевдозухий. Аналогичное происхождение (но от другой группы псевдозухий) некоторые ученые приписывают и птицам. А. Вокер (1972), в частности, полагает, что предки птиц были очень близки к предкам крокодилов: и тех и других, согласно А. Вокеру, следует искать среди псевдозухий семейства сфенозухид (Sphenosuchidae), которые, возможно, были древесными лазающими формами.

Согласно другой гипотезе, птицы произошли не непосредственно от псевдозухий, а от их потомков — одной из групп юрских динозавров. Д. Остром (1973, 1976) указал на значительное сходство многих особенностей скелета археоптерикса и целюрозавров (примитивных ящеротазовых теропод, см. выше). Сходные черты прослеживаются практически во всех отделах скелета этих животных. В пользу данной гипотезы говорит и значительный промежуток времени, отделяющий археоптерикса от самых поздних известных псевдозухий (около 20 млн. лет), тогда как средне- и позднеюрские целюрозавры по времени своего существования вполне подходят в качестве предков птиц [2].

В раннемеловое время появляются наиболее древние представители современного подкласса птиц (Ornithurae, или птицехвостых; археоптерикс выделен в особый подкласс Saururae, или ящерохвостых птиц).

Среди птиц мелового периода выделяется группа Odontornithes («зубастые птицы», рис. 58). К ним принадлежат отряды гесперорнисов (Hesperornithes) и ихтиорнисов (Ichthyornithes), для предста-

---

[1] В отличие от перьев волосы млекопитающих не гомологичны чешуям рептилий.

[2] Поскольку псевдозухии, несомненно, являются корневой группой для всего подкласса архозавров, в том числе, конечно, и целюрозавров, они оказываются не прямыми, а более отдаленными предками птиц.

вителей которых было характерно сохранение целого ряда примитивных признаков. Головной мозг у этих птиц был еще относительно невелик, в челюстях сидели мелкие острые зубы, у некоторых видов позвонки оставались амфицельными, а редукция хвостового отдела еще не достигла состояния, типичного для высших птиц. В связи с этим некоторые орнитологи рассматривают Odontornithes как особый третий подкласс птиц (Г. П. Дементьев, 1964).

Ихтиорнисы уже обладали полетом, мало чем уступавшим таковому высших птиц. Гесперорнисы же были первыми (среди известных птиц) водоплавающими формами, причем совершенно утратили способность к полету. Крылья у гесперорнисов были довольно сильно редуцированы, и плавали эти птицы с помощью работы мощных задних конечностей. По внешнему облику и, вероятно, в экологическом отношении гесперорнисы могли напоминать современных гагар.

С усовершенствованием полета, приобретением гомойотермии и усложнением головного мозга птицы становились все более серьезными конкурентами летающих ящеров. Возможно, конкуренция со стороны птиц была косвенной причиной эволюции птерозавров в направлении все большего возрастания размеров, вплоть до гигантских летающих ящеров позднего мела. Во второй половине мелового периода происходила широкая адаптивная радиация[1] птиц, в процессе которой возникли основные современные их группы (большинство из них известны начиная с палеогена).

ИЗМЕНЕНИЯ В СОСТАВЕ НАЗЕМНЫХ БИОЦЕНОЗОВ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ МЕЗОЗОЯ

На фоне поражающей воображение эволюции архозавров, во второй половине мезозоя происходили и многие другие, может быть, внешне менее эффектные, но столь же интересные и важные события.

В начале мелового периода от ящериц возникли змеи (Ophidia). Нужно сказать, что среди ящериц нередко появлялись формы с сильно удлиненным телом и редуцированными конечностями (многие из них существуют и ныне). Такое строение приобретали виды, приспосабливавшиеся к жизни в различных укрытиях (густые заросли, пространства под корой упавших деревьев и т. п.) и к рытью в лесной почве или в песке. Вероятно, предки змей также стали роющими (хотя бы отчасти) животными; роющий образ жизни сохраняется и в ряде архаических современных групп змей. Однако представители основного ствола эволюции змей вновь вернулись на поверхность субстрата, что было связано с переходом к питанию все более крупной добычей; современные специализированные роющие змеи (Scolecophidia) являются микрофагами, поедающими муравьев, термитов и т. п. Однако, в отличие от других хищников, питающихся

[1] Адаптивная радиация — расхождение признаков у потомков одной общей предковой группы в процессе приспособительной эволюции, ведущее к возникновению разнообразных видов.

крупной добычей, змеи не разрывают ее на части, а проглатывают целиком. Освоение такого способа питания у змей сопровождалось чрезвычайным усилением кинетизма черепа, в котором самостоятельную подвижность получает каждая половина (левая и правая) и верхней и нижней челюсти, и даже внутри этих челюстных комплексов многие кости подвижны относительно друг друга (гиперкинетическое состояние [1]). Это позволяет змее целиком проглатывать добычу, поперечный диаметр которой нередко в несколько раз превышает диаметр головы хищника: челюсти постепенно охватывают тело жертвы, как бы «переступая» по ней, и челюстной аппарат в целом широко растягивается. В позднемеловую эпоху уже существовали крупные змеи, родственные современным удавам.

Млекопитающие в течение «века динозавров» оставались сравнительно малозаметными членами мезозойских биоценозов. Это были небольшие зверьки, которые вели скрытный образ жизни, избегая открытых пространств (вероятно, большинство из них имело сумеречную или ночную активность, см. выше). Однако и среди млекопитающих происходила адаптивная радиация. Помимо разнообразных насекомоядных и мелких хищников — триконодонтов (Triconodontia), докодонтов (Docodontia), симметродонтов (Symmetrodontia), пантотериев (Pantotheria), уже в конце триаса появились и растительноядные звери, принадлежавшие к отряду многобугорчатых (Multituberculata) (Л. Ван-Вален, 1976). Название «многобугорчатые» связано со строением зубов этих зверей, в некоторых отношениях удивительно сходных с зубами грызунов и приспособленных к перетиранию растительной пищи. Настоящие грызуны возникли гораздо позднее, уже в кайнозое.

Вероятно, в раннемеловую эпоху произошло расхождение эволюционных стволов сумчатых (Marsupialia) и плацентарных (Placentalia) млекопитающих. Центром эволюции сумчатых была, вероятно, Америка, а плацентарные как группа сформировались в Евразии (Р. Хофстеттер, 1972). Позднее сумчатые через Антарктиду (еще до окончательного расхождения этих материков Гондваны) проникли в Австралию, которая и стала их второй родиной после широкого расселения плацентарных. Плацентарные обладали более высоким развитием головного мозга и более совершенным онтогенезом (с длительным развитием зародыша в матке матери и рождением хорошо сформированного детеныша). Вероятно, эти прогрессивные особенности определили успех плацентарных в конкуренции с сумчатыми. Изолированное положение Австралии воспрепятствовало проникновению туда плацентарных и сделало ее уникальным «заповедником» более примитивных групп — сумчатых и однопроходных (Monotremata). Последние стоят особняком среди современных млекопитающих; в ископаемом состоянии они известны лишь из кайнозойских (плейстоценовых) отложений, а судя по особенностям строения ске-

[1] Подробнее см.: Иорданский Н. Н. К проблеме происхождения змей.— Зоологический журнал, т. 67, вып. 6, 1978, с. 888—898.

лета, однопроходные ближе к многобугорчатым, докодонтам и триконодонтам, чем к сумчатым и плацентарным. Последние группы обнаруживают родственные связи с двумя другими отрядами архаических млекопитающих, симметродонтами и пантотериями; вероятно, пантотерии были предками эволюционного ствола, в раннем мелу разделившегося на стволы плацентарных и сумчатых (Д. Хопсон, 1969, 1970; З. Кьелан-Яворовска, 1970, 1971, 1975). Таким образом, все группы ископаемых и современных млекопитающих распределяются в два основных комплекса (которым разные исследователи придают различный таксономический ранг): прототерии (Prototheria), включающие однопроходных, докодонтов, триконодонтов и многобугорчатых, и терии (Theria) — плацентарные, сумчатые, пантотерии и симметродонты. Два этих главных филогенетических ствола млекопитающих обособились друг от друга очень рано, еще в позднем триасе. Не исключено, что это произошло на уровне организации высших териодонтов и основные диагностические признаки млекопитающих были приобретены представителями терий и прототерий независимо друг от друга и параллельно [1].

Может быть, наиболее значительным по своим последствиям событием, происшедшим примерно в середине «века динозавров» и значительно изменившим облик позднемезозойских биоценозов, было появление покрытосеменных, или цветковых, растений (Angiospermae). Первые достоверные остатки представителей этой группы высших растений встречаются в нижнемеловых отложениях (с абсолютным возрастом около 120 млн. лет). Древнейшие покрытосеменные были мелколистными кустарниками или небольшими деревьями. В начале позднего мела покрытосеменные приобретают самое широкое распространение и огромное разнообразие размеров и форм. Среди них становятся многочисленными крупнолистные растения, в том числе представители современных семейств магнолиевых, лавровых, платановых и др. (А. Н. Криштофович, 1957).

Происхождение покрытосеменных остается до сих пор одной из интереснейших и оживленно дискутируемых проблем палеоботаники. Основываясь на наличии некоторых признаков «покрытосемянности» у ряда групп домеловых растений, некоторые ученые предполагают, что покрытосеменные возникли гораздо раньше раннего мела (может быть, даже в конце палеозоя). Однако отсутствие достоверных остатков цветковых в отложениях более древних, чем нижнемеловые, говорит скорее в пользу более позднего происхождения этой группы (в поздней юре или в самом начале раннего мела [2]).

Характерные особенности покрытосеменных, в частности образование завязи, защищающей семяпочки (макроспорангии) посредством

---

[1] Подробнее см.: Татаринов Л. П. Происхождение млекопитающих.— Природа, 1975, № 8, с. 24—31.

[2] Подробнее см.: Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. М., 1970; Буракова А. Т. Состояние проблемы происхождения цветковых растений.— Вестник ЛГУ, 1977, № 12, с. 66—78.

срастания краев плодолистиков (макроспорофиллов), постепенно развивались у нескольких групп голосеменных растений, которых на этом основании иногда называют «проангиоспермами». При этом (как и во многих других, упоминавшихся выше случаях) происходило параллельное и независимое развитие признаков покрытосеменных в разных филетических линиях проангиоспермов (кейтониевых — Caytoniales, чекановскиевых — Czekanowskiales, диропалостахиевых — Dirhopalostachyaceae), существовавших в конце юры — начале мела (В. А. Красилов, 1976, 1977). Как и в других подобных случаях, высказывались предположения о независимом полифилетическом происхождении разных групп покрытосеменных (двудольных, однодольных и казуариновых, согласно П. Грегуссу, 1971) от различных голосеменных.

Так или иначе, становление организации ангиоспермов происходило постепенно, и разные их признаки (покрытосемянность, развитие цветка, крайняя редукция полового гаплоидного поколения — гаметофита, появление в древесине так называемых настоящих сосудов — трахей) развивались в достаточной степени независимо друг от друга, причем в разных филетических линиях «опережающее» развитие получали различные признаки [1]. В итоге пока не представляется возможным указать исходную для покрытосеменных филетическую линию среди проангиоспермов (если, конечно, не придерживаться концепции полифилии).

Широкое распространение покрытосеменных к середине мелового периода и приобретение ими ведущей роли среди флоры в большинстве наземных биоценозов произошло в относительно небольшие (в категориях геологического времени) сроки (порядка 15—20 млн. лет), но не носило «взрывного» характера. Неоднократно отмечалось многими авторами, что это изменение в составе наземной флоры не обнаруживает корреляции с какими бы то ни было заметными в геологической летописи преобразованиями условий существования.

Если принять концепцию древнего происхождения покрытосеменных (до поздней юры), то расцвет ангиоспермов в меловом периоде выглядит загадочным. Для решения этой загадки выдвигались различные предположения. Одной из интересных попыток такого рода была гипотеза М. И. Голенкина (1927), согласно которой победа покрытосеменных в борьбе за существование была обусловлена устойчивостью этих растений к высокой интенсивности солнечного света (ангиоспермы, по М. И. Голенкину, «являются, несомненно, детьми солнца, детьми яркого безоблачного или во всяком случае малооблачного неба, детьми менее влажной атмосферы»). В связи с этим М. И. Голенкин предполагал, что в течение мелового периода произошло усиление яркости солнечного света на поверхности Зем-

[1] Это обычная ситуация, наблюдаемая при параллельной эволюции, зафиксированная правилом независимой эволюции отдельных признаков Г. Ф. Осборна или явлением «перекреста специализаций» по О. Абелю.

ли, которое могло быть вызвано повышением прозрачности воздуха [1].

Если покрытосеменные возникли лишь в конце юрского периода, что в целом представляется более вероятным, то их последующее расселение и повышение разнообразия в первой половине мела теряет характер внезапного изменения, но представляется постепенным, хотя и быстрым процессом экологической экспансии и адаптивной радиации новой группы после приобретения ею целого комплекса важных приспособлений. Среди этих приспособлений свою роль сыграли и покрытосемянность, и связанная с развитием цветка энтомофилия (опыление с помощью насекомых), и высокая устойчивость вегетативных органов к солнечному свету, подмеченная М. И. Голенкиным. Очевидно, в этом случае нет нужды искать внешние причины, обусловившие биологический прогресс покрытосеменных.

Как бы то ни было, столь существенное изменение флоры в середине мелового периода неминуемо должно было сказаться на всем облике биосферы, в первую очередь на структуре биоценозов суши.

ВЕЛИКОЕ ВЫМИРАНИЕ

Последние века мезозойской эры были временем драматических событий, сущность которых пока еще не вполне ясна. Возможно, эти события были в какой-то мере подготовлены только что рассмотренными нами изменениями флоры. Вслед за «победным шествием» покрытосеменных в течение позднего мела вымирают их предшественники — беннеттиты и проангиоспермы, сильно сокращаются распространение и разнообразие папоротников и саговников. Общий облик флоры позднего мела уже всецело определяется ангиоспермами; из голосеменных сохранили свои позиции лишь хвойные.

С середины мелового периода наметились некоторые изменения и в фауне. Изменения флоры прежде всего сказались на насекомых. На протяжении позднего мела энтомофауна постепенно обновилась: исчез целый ряд архаических семейств и появились группы, существующие и поныне [2].

Однако в широколиственных и хвойных лесах и на открытых равнинах позднего мела по-прежнему доминировали различные динозавры; в воздухе реяли гигантские летающие ящеры; в морях были обильны разнообразные морские рептилии — плезиозавры и мозазавры (существовали в позднем мелу, по новым данным, и последние ихтиозавры), было много морских черепах; в пресных водоемах обитали многочисленные крокодилы (в это время жили самые крупные

[1] Повышение прозрачности воздуха могло быть связано, например, с понижением содержания углекислого газа в атмосфере, которое имело место в середине мелового периода (см.: Тесленко Ю. В. Изменение содержания CO_2 в атмосфере... В сб.: Космос и эволюция организмов. М., 1974, с. 264—268).

[2] См.: Родендорф Б. Б., Жерихин В. В. Палеонтология и охрана природы.— Природа, 1974, № 5, с. 82—91.

известные крокодилы — дейнозухи (Deinosuchus), длина черепа которых достигала 2 м, а общая длина около 16 м). Общий облик фауны в позднемеловой эпохе оставался в целом прежним, типичным для «века динозавров», в течение свыше 45 млн. лет после повсеместного распространения покрытосеменных.

Но в конце мелового периода в относительно краткие (геологически) сроки произошло вымирание многих групп позвоночных и беспозвоночных животных, наземных, водных и летающих организмов. Вымирают и гигантские формы, и животные мелких размеров, и растительноядные, и хищные. К началу кайнозоя вымерли все динозавры, 8 из 10 верхнемеловых семейств крокодилов, все летающие ящеры, плезиозавры, мозазавры, последние виды ихтиозавров. Среди беспозвоночных вымирание постигло широко распространенных в юрском и меловом периодах двустворчатых моллюсков-рудистов, аммонитов, белемнитов и многих наутилоидных головоногих, вымерли также многие виды морских лилий и фораминифер.

Следует подчеркнуть, что это великое вымирание не сопровождалось одновременным повышением численности и разнообразия видов каких-то других групп. Как и в пермском периоде, произошло значительное общее обеднение фауны. Уже в кайнозое (так сказать, на освободившемся месте) начинается экспансия не затронутых вымиранием групп (млекопитающие, птицы, наземные лепидозавры, бесхвостые земноводные). С другой стороны, как и во время пермского вымирания, на рубеже мезозоя и кайнозоя некоторые группы животных как бы остались в стороне от происходивших событий (их разнообразие и численность не претерпели существенных изменений). Среди позвоночных это различные группы рыб, хвостатые земноводные, черепахи.

Как и в пермском периоде, великое вымирание в конце мела не носило характера мировой катастрофы (физико-географические условия на рубеже мезозоя и кайнозоя не претерпели каких-либо внезапных и резких изменений) и сам процесс вымирания был кратким лишь в геологическом смысле. Он продолжался в течение миллионов лет, когда вымирающие филетические линии постепенно угасали.

Остается неясным, в какой мере эти процессы происходили одновременно на разных континентах и в разных океанах и морях. Например, по данным Р. Слоуна (1976), в Северной Америке динозавры (трицератопсовая фауна) существовали еще несколько миллионов лет в начале палеогена, после их вымирания в других регионах. Но, так или иначе, общий итог был один на всем земном шаре, что, собственно, и придает великим вымираниям особенно загадочный характер.

В гипотезах о причинах великого вымирания в конце мела нет недостатка. Эта волнующая проблема привлекала и продолжает привлекать внимание многих ученых. Достаточно подробный обзор этих многочисленных гипотез потребовал бы специальной книги и далеко выходит за рамки возможностей данной работы. Мы вынуждены

здесь ограничиться рассмотрением лишь некоторых основных вариантов гипотез.

Поскольку подвергшиеся вымиранию группы организмов в конечном итоге исчезли повсеместно, многие ученые предполагали, что причины таких явлений должны были иметь характер всемирных катастроф. Первая из «катастрофических» гипотез была выдвинута еще Ж. Кювье, который считал причиной великого вымирания в конце мела вулканическую деятельность, связанную с альпийской фазой горообразования. Несомненно, усиление вулканизма оказывает влияние на органический мир не только непосредственно (излияние лав, покрывающих большие территории, которые становятся на длительное время непригодными для жизни, и другие губительные для жизни факторы вулканических извержений), но также и косвенно. Происходят значительные изменения ландшафта, в атмосферу выбрасываются огромные количества вулканической пыли и углекислого газа, снижающие прозрачность воздуха, все это сказывается на климате. Однако в фанерозое проявления вулканизма всегда имели локальный характер, и непосредственный эффект вулканической деятельности мог сказываться лишь на относительно небольшой части земной поверхности. С другой стороны, горообразовательные процессы, сопровождавшиеся вулканизмом, происходили в разных регионах земного шара и в юрское время, и в меловом периоде задолго до эпохи великого вымирания (древне- и новокиммерийские и австрийская фазы альпийского горообразования, см. выше), не приводя к катастрофическим последствиям для мира динозавров и их современников. Ларамийская фаза горообразования также началась задолго до вымирания в конце мела и ничем принципиально не отличалась от предшествовавших ей фаз.

В некоторых более новых вариантах «катастрофических» гипотез предпринимались попытки связать вымирание со вспышками Сверхновых звезд в относительной близости к солнечной системе (порядка 100 световых лет). Мы уже обсуждали выше гипотезу О. Шиндевольфа о «взрыве» мутаций в ответ на повышение уровня космической радиации (см. главу 2).

Иначе интерпретируют результаты вспышки Сверхновой звезды Д. Рассел и В. Такер (1971). По мнению этих авторов, повышение интенсивности космического излучения должно вызвать резкое усиление атмосферной циркуляции с образованием вихрей, результатом чего может быть резкое (хотя геологически кратковременное) общее понижение температуры на поверхности Земли. Последнее рассматривается как фактор, определивший вымирание динозавров, приспособленных к теплому ровному климату мезозоя. Однако, как мы уже упоминали, нет никаких геологических и палеонтологических фактов, свидетельствующих о резких и внезапных изменениях физико-географических условий на границе мезозоя и кайнозоя. Хорошим индикатором этого является состояние флоры, которая в конце мезозоя не претерпела никаких резких преобразований, а ведь растения очень чувствительны к климатическим изменениям. Кроме того, и сам про-

цесс вымирания динозавров и других групп животных был, как мы подчеркивали, в достаточной степени растянут во времени и не был ни внезапным, ни строго единовременным по всей Земле.

Совокупность имеющихся ныне данных говорит в целом против «катастрофических» гипотез вымирания в конце мела (так же как и в другие геологические эпохи).

Высказывались предположения о связи вымирания динозавров с изменениями биотических факторов, в качестве которых называли, в частности, конкуренцию со стороны млекопитающих и преобразования флоры, связанные с широким распространением покрытосеменных в середине мелового периода.

Однако млекопитающие возникли еще в позднем триасе и на протяжении примерно 130 млн. лет, прошедших до конца мезозоя, оставались малозаметной и малозначительной группой животных.

Т. Свейн (1976) считает, что определенную роль в вымирании динозавров могло сыграть преобладание покрытосеменных в позднемеловых растительных сообществах, поскольку эти последние в биохимическом отношении существенно отличаются от групп растений, служивших пищей растительноядным животным до середины мела. Однако динозавры сосуществовали с ангиоспермами около 70 млн. лет, и фауна динозавров, включавшая многочисленные и разнообразные растительноядные виды, процветала не менее 45 млн. лет после широкой экспансии покрытосеменных растений. Не следует забывать также о других группах животных, в частности морских, вымерших в конце мезозоя. Очевидно, указанные биотические факторы сами по себе никак не могут объяснить вымирания плезиозавров, мозазавров, рудистов, морских лилий и т. д.

Поскольку великое вымирание коснулось одних групп животных и почти (или совсем) не затронуло другие, ключ к пониманию событий, происходивших на рубеже мезозоя и кайнозоя, видимо, следует искать в равной мере и в изменениях внешних факторов, и в особенностях организации и биологии подвергшихся вымиранию животных. Особая трудность заключается в том, что, в отличие от великого пермского вымирания, в конце мела «под ударом» оказались группы животных с совершенно разной экологией, обитающих в различной среде (наземные, амфибиотические, пресноводные и морские). Пока остается неясным, было ли вызвано вымирание столь различных животных, как всевозможные динозавры, летающие ящеры, аммониты, рудисты и т. п., какой-то одной внешней причиной (хотя бы косвенно) или же одновременным действием разных факторов, не связанных друг с другом причинно.

Поскольку динозавры более всего привлекали внимание, в большинстве гипотез обсуждается в первую очередь вымирание именно этих рептилий. В поисках «слабого места» в организации динозавров, которое могло привести к их вымиранию при определенных изменениях внешних условий, многие ученые останавливались на особенностях теплообмена этих животных. Как мы уже упоминали, вероятнее всего, динозавры оставались физиологически пойкилотермными

(холоднокровными) животными, как и все современные пресмыкающиеся. Однако, используя гелиотермию, динозавры (особенно крупные формы) в условиях ровного и теплого климата юрского и мелового периодов могли поддерживать температуру тела на практически постоянном, оптимальном для функций организма уровне. При отсутствии значительных сезонных изменений климата, подобных, например, современным в средних широтах, у динозавров не могло выработаться каких-либо физиологических или поведенческих механизмов для успешной зимовки.

В поисках тех изменений внешних условий, которые вызвали вымирание динозавров, Д. Аксельрод и Г. Бейли (1968) вновь обратились к процессам горообразования и вулканизма, происходившим в конце мела, последствия которых могли иметь важное значение, хотя и не носили характера катастрофы. Мезозой был в целом эрой низкого стояния материков. Альпийская фаза горообразования, постепенно развивавшаяся в юрском и меловом периодах, сопровождалась значительным общим поднятием материков к концу мезозоя. Результатом этого (а также снижения прозрачности атмосферы вследствие вулканической деятельности) было, по Д. Аксельроду и Г. Бейли, постепенное понижение среднегодовой температуры в течение 20 млн. лет примерно на 5°. Но, вероятно, еще более существенным фактором было возрастание неравномерности температурных условий в умеренном поясе, с развитием все более резко выраженной сезонности климата и значительным возрастанием перепада между максимальными и минимальными температурами. Об этом, в частности, говорит все более широкое распространение в позднем мелу листопадной флоры (Л. Рассел, 1965, 1966). При таком направлении развития климата динозавры не могли сохраниться в умеренном поясе и в целом оказались в худших условиях, чем животные, у которых к этому времени сформировалась настоящая гомойотермия (млекопитающие и птицы), а также чем те рептилии, у которых развились различные приспособления для переживания неблагоприятных в температурном и кормовом отношении сезонов года в неактивном состоянии (ящерицы, змеи, черепахи). Последний путь адаптаций для динозавров был затруднен в связи с крупными размерами тела этих животных (которые были столь выигрышны в энергетическом отношении на протяжении юры и мела), а также рассмотренной выше спецификой их теплообмена: не будучи гомойотермными, динозавры были приспособлены к практически постоянным оптимальным температурам. Отметим, что, говоря здесь о крупных размерах, мы не имеем в виду гигантские формы, а вообще крупные, более 1 м (а именно таковы были мелкие виды динозавров). Отметим далее и то, что ныне в умеренном поясе пресмыкающиеся представлены лишь мелкими видами (как правило, менее 1 м), которые могут успешно выдержать зимовку с использованием различных убежищ. Все крупные современные виды рептилий — крокодилы, достигающие больших размеров виды змей, ящериц и черепах — тропические животные.

Упомянутые выше данные Р. Слоуна (1976) о ходе вымирания три-

цератопсовой фауны в Северной Америке, по-видимому, также говорят в пользу этой гипотезы: в начале палеогена влажные и теплолюбивые субтропические леса, в которых преобладали покрытосеменные растения, постепенно сменились более холодолюбивыми хвойными лесами, в которых быстро распространились млекопитающие.

С данной гипотезой можно согласовать и наблюдения французских палеонтологов об аномалиях скорлупы яиц, часто встречающихся в ископаемых кладках динозавров из верхнемеловых отложений Прованса. М. Аллен-Рено (1963) высказал предположение, что эти аномалии были результатом повторных прижизненных приостановок процесса формирования скорлупы во время развития яиц в яйцеводах самок динозавров, которые могли быть вызваны похолоданиями.

Достоинствами разбираемой гипотезы является, во-первых, согласование ряда достаточно разнообразных и достоверных данных, во-вторых, признание постепенности происходивших на Земле изменений (и самого процесса вымирания). Однако и эта гипотеза оставляет открытыми несколько серьезных вопросов: почему динозавры и летающие ящеры не выжили в тропиках, где даже при некотором понижении средней температуры сохранялись в целом теплые и ровные климаты на протяжении всего фанерозоя и где выжили, например, крокодилы, которые, вероятно, физиологически близки к динозаврам? Почему повсеместно вымерли морские рептилии и ряд других групп морских животных (ведь в океане, особенно в низких широтах, не могло возникнуть температурной неравномерности, сравнимой с таковой на суше)?

Возможно, удовлетворительный ответ на последний вопрос дает гипотеза французского палеонтолога Л. Гинзбурга (1965), также опирающаяся на геологический факт поднятия материков к концу мела, с которым была связана значительная морская регрессия. В ходе этой регрессии акватория эпиконтинентальных морей (покрытых морем частей континентальных платформ) уменьшилась примерно в 50 раз. Мелкие и теплые эпиконтинентальные моря представляли во все времена фанерозоя наиболее благоприятную для организмов зону Мирового океана, наиболее обильную жизнью как в качественном (по разнообразию видов), так и в количественном (по биомассе) отношении. Вероятно, столь значительное сокращение их акватории не могло не сказаться на самых различных группах морских организмов, хотя в данном случае остается непонятной выборочность вымирания: почему вымерли морские рептилии, моллюски рудисты, аммониты, белемниты, многие наутилоидеи и т. д. (см. выше), но совершенно не пострадали, например, костистые и пластинчатожаберные рыбы?

Таким образом, вымирание как наземных, так и морских групп организмов в конце мелового периода могло быть в конечном итоге следствием горообразовательных процессов и поднятия континентов во второй половине мезозоя. Эти постепенно происходившие преобразования земной поверхности медленно, но неуклонно нарастали,

приводя к изменениям морских течений и преобладающих направлений атмосферных потоков. Воздействие этих изменений на флору и фауну было чрезвычайно сложным и многообразным, как непосредственным, так и косвенным.

Изменения условий существования, вызвавшие упадок и вымирание определенных видов и групп организмов, неизбежно должны были привести к нарушению равновесия в природных сообществах организмов — биоценозах, в которых разные виды живых существ связаны тесной зависимостью. Биоценозы обладают определенной устойчивостью, способностью к саморегуляции, но устойчивость эта имеет свои пределы. Как мы уже упоминали, если нарушения структуры биоценоза выходят за эти пределы, начинается распад всей экосистемы. При этом нарушаются сложившиеся пути передачи органических веществ и энергии в биосфере. Тогда вымиранию могут подвергнуться новые виды, которые раньше были мало затронуты непосредственно изменениями абиотических факторов. Этот процесс будет нарастать, напоминая цепную реакцию, пока тем или иным путем не будет достигнуто новое равновесие между биосинтезом и потреблением, между видами растений, растительноядных животных, хищников и микроорганизмов, т. е. пока не сформируются новые устойчивые и способные к саморегуляции экосистемы — биоценозы.

Можно сказать, что великое вымирание представляет собой видимый в далекой исторической перспективе внешний результат сложнейших перестроек биоценозов и биосферы в целом, которые могли начаться задолго до великого вымирания и, постепенно нарастая, достигли в нем своей кульминации.

ГЛАВА 5. КАЙНОЗОЙ — ВЕК МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Итак, физико-географические условия в начале палеогена, по существу, не отличались от таковых в конце мелового периода. После некоторого похолодания климат вновь стал теплым. В Европе до берегов Балтики продолжали существовать тропические и субтропические флоры, имевшие характер густых и влажных лесов. В них были широко представлены пальмы, вечнозеленые лавры, дубы, каштаны, магнолии, мирты, фикусы и другие растения; из хвойных — гигантские секвойи, араукарии, болотные кипарисы; в лесной тени произрастали папоротники, в том числе древовидные; по морским побережьям — тропическая мангровая растительность (А. Н. Криштофович, 1957).

Тропические и субтропические флоры преобладали в начале палеогена также в Северной и Южной Америке, Африке и Южной Азии. Даже в Гренландии и на Шпицбергене была разнообразная растительность, свойственная теплому умеренному климату: секвойи, болотные кипарисы, гинкго, буки, дубы, платаны, клены, магнолии, липы, березы и другие растения. Любопытно развитие у многих растений высоких широт гигантских листьев (до 30—40 см). Климат в этих местах в палеогене был близок к современному климату Южной Франции или Калифорнии. С этой богатой флорой связано происхождение мощных пластов каменного угля.

На обширных территориях Центральной Азии с начала палеогена намечается тенденция к аридизации (развитие засушливости) климата, которая, постепенно усиливаясь, прогрессировала на протяжении всего

этого периода и неогена[1]. Это привело к усыханию обильных здесь в позднемеловое время внутриконтинентальных пресноводных бассейнов, к постепенному обезлесению ландшафта с развитием к концу палеогена (олигоценовая эпоха) открытых пространств типа лесостепей, степей и саванн. Вместо сочной и влаголюбивой лесной растительности преобладание здесь получают злаки (Gramineae), жесткие и относительно сухие листья которых хорошо защищены от обезвоживания. Местами в саваннах возвышались отдельные группы деревьев с высоко расположенными кронами. Более густая древесная и кустарниковая растительность сохранялась по долинам рек.

Аналогичные открытые сухие ландшафты в начале неогена получили широкое распространение и на других континентах, но наиболее засушливыми в кайнозое оставались районы Центральной Азии.

Во второй половине палеогена началось постепенное глобальное похолодание климата, которое прогрессировало в неогене. Оно завершилось в плейстоценовой эпохе четвертичного периода развитием нового великого оледенения. Процесс похолодания климата был весьма медленным и постепенным. Все более отчетливо проявлялась климатическая зональность. Климатические изменения легко прослеживаются по преобразованиям флоры. Теплолюбивая флора в Евразии и Северной Америке постепенно отступала к югу, сменяясь в умеренной зоне листопадными и хвойными лесами.

Изменения климата представляют собой внешний итог сложнейшего взаимодействия многих различных факторов (астрономических, географических и атмосферных), среди которых важную роль играют направления морских течений и характер атмосферной циркуляции. Эти последние, в свою очередь, зависят от изменений рельефа и положения континентов.

Согласно представлениям теории тектоники литосферных плит (см. выше), в кайнозое продолжалось движение континентов, которое постепенно привело к современной картине их распределения. От Северной Америки отделилась Гренландия. Смещения Африки и Индии почти совсем закрыли мезозойский океан Тетис. (На его месте ныне существуют Средиземное, Черное и Каспийское моря, а на востоке — моря Зондского архипелага, но среди ученых еще нет единства мнений в проблеме преемственности этих бассейнов по отношению к Тетису). Индостанская плита, смещаясь к северо-востоку, наконец, соединилась с Азией. Австралия, вероятно, лишь в эоцене обособилась от Антарктиды и стала быстро (в геологическом смысле) продвигаться к северу, приближаясь к экватору (рис. 39).

Смыкание континентальных плит сопровождалось развитием горной складчатости в пограничных зонах. В кайнозое этому отвечает развитие Альпийского складчатого пояса. В палеогене и неогене

---

[1] См.: Трофимов Б. А., Решетов В. Ю. Азия как центр развития млекопитающих.— Природа, 1975, № 8, с. 32—43.

поднялись горные цепи Атласа, Пиренеев, Альп, Апеннин, Балкан, Карпат, Крыма, Кавказа, Копетдага, Памира и Гималаев, завершилось формирование Анд, Кордильер и ряда других горных систем. Неоген характеризуется высоким положением материков (геократическая эпоха), чему соответствовала наибольшая степень осушения их территорий за весь фанерозой (с этим связано указанное выше преобладание открытых сухих ландшафтов в неогене).

Северный полюс, находившийся в мезозое в северной части Тихого океана (и на близких к океанскому побережью областях Северо-Восточной Азии и Аляски), в кайнозое оказался в центре почти замкнутого бассейна Северного Ледовитого океана (который сам сформировался лишь в кайнозое). Этот бассейн в значительной части закрыт для доступа меридиональных морских течений, которые могли бы обеспечить более равномерное распределение температур в Мировом океане (и на поверхности Земли в целом). Благодаря этому Северный Ледовитый океан при расположении в нем Северного полюса оказался аналогичным континенту (в смысле возникновения там огромного «очага холода», «мешка со льдами»). Возможно, это было важнейшей из причин, вызвавших охлаждение климата в кайнозое, которое завершилось великим оледенением.

Первый обширный ледниковый щит сформировался в Антарктиде в миоценовую эпоху неогена (около 20 млн. лет назад). До этого (в течение палеогена) в Антарктиде сохранялся умеренный прохладный климат и ледники имелись лишь в горах. Развитие ледникового щита Антарктиды вместе с постепенно расширявшейся зоной плавучих льдов в Северном Ледовитом океане значительно увеличили отражение солнечных лучей (альбедо) земной поверхности, что, в свою очередь, стало фактором, способствовавшим дальнейшему охлаждению климата. Климатическое равновесие все более нарушалось в сторону увеличения контрастов климатических зон. Наконец, в плейстоценовой эпохе четвертичного периода (около 3, а по некоторым данным даже 5 млн. лет назад) началось великое оледенение, сопровождавшееся развитием гигантских ледниковых щитов в Европе и Северной Америке. Оледенение прерывалось несколько раз резко наступавшими потеплениями (межледниковые эпохи, или интерстадиалы), во время которых ледниковый покров на континентах Европы и Северной Америки стаивал практически полностью. Затем следовало новое понижение температур с последующим оледенением. Период этих изменений составлял в среднем около 100 000 лет. Такой характер процесса изменений климата говорит за то, что развитие оледенения в четвертичном периоде носит как бы пороговый характер: при незначительном нарушении неустойчивого температурного баланса, когда средние температуры падают ниже некоторого порогового уровня, начинает быстро прогрессировать оледенение (и наоборот). Среди причин, влиявших на колебания климата в ту или другую сторону в плейстоцене, указывали на вулканизм (снижение прозрачности атмосферы в результате ее засорения вулканическим пеплом), а также на колебания наклона экватора Земли к плоскости ее орбиты и изменения

параметров самой орбиты (под действием притяжения других планет).

Максимальное из плейстоценовых оледенений (около 250 000 лет назад) покрывало территорию около 45 000 000 км² (т. е. примерно 30% суши), ледниковый щит в Европе достигал широты 48°30′, а в Северной Америке 37°. Объем льдов суши в это время составлял около 55 000 000 км³. Соответственно, уровень Мирового океана в эпохи оледенений значительно падал (на 85—120 м), и возникали сухопутные связи между разобщенными ныне проливами континентами и островами. Например, берингийская суша связывала в эпохи оледенений Аляску и Чукотку, Британские острова соединялись с Европой и т. д. Последнее оледенение завершилось около 10 000 лет назад [1].

РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В ПАЛЕОГЕНЕ

В начале палеоценовой эпохи фауна млекопитающих оставалась, по существу, той же, что и в позднемеловое время. В ней были представлены лишь группы, возникшие еще в мезозое: растительноядные многобугорчатые, внешне напоминавшие грызунов, но родственные прототериям — однопроходным, а также архаические представители сумчатых и плацентарных, питавшиеся насекомыми и другой мелкой добычей. Для всех архаических млекопитающих были характерны такие примитивные особенности, как относительно небольшой мозг, простые треугольные зубы (за исключением многобугорчатых), пятипалые конечности, опиравшиеся при передвижении на всю кисть и стопу (плантиградность).

К середине палеоценовой эпохи разнообразие млекопитающих значительно возросло (настолько, что можно предположить начало расхождения некоторых предковых линий еще до конца мелового периода). Но основная адаптивная радиация плацентарных и сумчатых происходила в палеоцене и эоцене, когда сложились все основные отряды кайнозойских млекопитающих[2].

От примитивных насекомоядных плацентарных возникли всеядные, использовавшие как животную, так и растительную пищу, а затем и настоящие растительноядные формы. Растительноядность у некоторых групп плацентарных развилась в палеоцене (К. К. Флеров, 1970). Начало этого направления приспособительной эволюции было представлено архаическими копытными — кондиляртрами (Condylarthra). Это были довольно небольшие (от нескольких десятков до 170—180 см) животные, внешне, пожалуй, больше походившие на хищников, чем на копытных, и сохранявшие большие острые клыки.

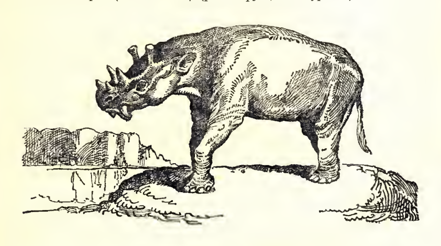
---

[1] Более подробный обзор процессов плейстоценового оледенения и анализ его причин дан в книге А. С. Монина «История Земли» (Л., 1977).

[2] При обсуждении филогенеза различных отрядов плацентарных в этой главе не будут рассматриваться приматы, поскольку их эволюционная история разбирается в главе 6.

Однако их коренные зубы имели хотя и низкие, но широкие коронки, пригодные для перетирания не особенно жесткой растительной пищи. Ключицы были утрачены (что говорит о приспособлении локомоторного аппарата к быстрым «монотонным» движениям конечностей при беге), а концевые фаланги пятипалой кисти и стопы, по крайней мере у некоторых форм (Phenacodus), были защищены небольшими копытцами. Вероятно, при беге конечности этих животных опирались уже не на всю стопу, а лишь на пальцы (дигитиградность). Возможно, какие-то примитивные кондилярты были предками других групп копытных.

Рис. 59. Уинтатерий (Uintatherium) (реконструкция З. Буриана).



Среди этих последних уже в позднем палеоцене и эоцене появились более специализированные, крупные и нередко причудливые формы. Характерны в этом отношении диноцераты (Dinocerata — страшнорогие), которые были самыми крупными наземными млекопитающими эоценовой эпохи, достигавшими размеров современных носорогов. Это были массивные животные; их пятипалые, относительно короткие и толстые конечности несли копыта. Череп у некоторых форм (например, у уинтатерия — Uintatherium, рис. 59) имел рогоподобные костные выросты и кинжалообразные острые клыки. Вероятно, эти крупные животные были хорошо защищены от нападений современных им хищников. Однако диноцераты вымерли уже к концу эоцена. Скорее всего, их вымирание вызвано конкуренцией с более прогрессивными группами копытных, которую диноцераты проиграли благодаря общему консерватизму своей организации, в частности сохранению относительно небольшого головного мозга.

В палеоцене и эоцене появились такие прогрессивные группы растительноядных млекопитающих, как непарнокопытные (Perissodactyla), парнокопытные (Artiodactyla), грызуны (Rodentia), зайцеобразные (Lagomorpha) и ряд других. Их быстрая адаптивная радиация привела к вымиранию архаических групп растительноядных зверей: многобугорчатых (уже к среднему эоцену), кондиляртр (к концу эоцена), диноцерат и родственных последним пантодонтов (Pantodonta).

Своеобразным убежищем для некоторых примитивных групп млекопитающих стала Южная Америка, которая к концу раннего эоцена обособилась от Северной Америки и оставалась изолированной до плиоцена. В палеогене и неогене там существовал удивительный мир причудливых форм, сохранивших общий примитивный уровень организации; их судьбу мы рассмотрим несколько ниже.

Среди высших копытных раньше других начали адаптивную радиацию непарнокопытные, которые уже в эоцене были представлены большим разнообразием форм. Центром эволюции этого отряда была, по-видимому, Северная Америка, откуда известны наиболее ранние и примитивные представители различных семейств, как доживших до современности (лошади, тапиры, носороги), так и вымерших (титанотерии, халикотерии и др.). Непарнокопытные пережили максимальный расцвет в палеогене, причем их эволюционная история стала одной из самых ярких страниц в кайнозойской палеонтологической летописи.

Примитивные эоценовые непарнокопытные были небольшими животными, у которых уже начались изменения конечностей, связанные с

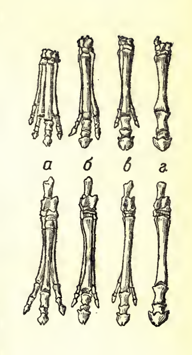
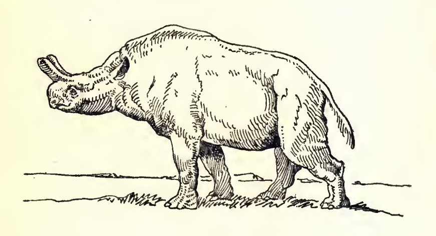


Рис. 60. Последовательные стадии эволюционных преобразований конечностей лошади (вверху — передних, внизу — задних) (из А. Ш. Ромера, 1939):

а — Eohippus (ранний эоцен); б — Miohippus (олигоцен); в — Merychippus (поздний миоцен); г — Equus (современный).

их приспособлением к быстрому бегу (в частности, удлинение средних пальцев и метаподиев в кисти и стопе при одновременной редукции боковых). У эоценовых форм было по 4 пальца на передних и по 3 на задних конечностях (такое состояние сохранилось у современных тапиров). Эволюционная тенденция к развитию тонких удлиненных конечностей как приспособление к убыстрению бега наиболее ярко выражена в филогенезе лошадей (Equidae, рис. 60), который является одним из наиболее изученных. Близко к основанию филогенетического ствола лошадиных стоит раннеэоценовый эогиппус (Eohippus). Это животное размерами и пропорциями тела напоминало

Рис. 61. Бронтотерий (Brontotherium) (реконструкция Г. Осборна).



небольшую собаку (длина тела около 50 см). Вероятно, эогиппусы жили в лесных зарослях и питались сочной и мягкой растительностью. В филогенезе лошадей происходило постепенное увеличение размеров, сопровождавшееся удлинением морды [1]. Эти тенденции проявились уже у позднеэоценовых (Orohippus, Epihippus) и олигоценовых (Mesohippus, Miohippus) лошадей. Последние достигали размеров более 1 м и сохранили лишь по 3 пальца на всех конечностях. Они оставались лесными животными. Дальнейшая эволюция лошадей связана с приспособлением к жизни в открытых местообитаниях, широко распространившихся в неогене, и будет рассмотрена нами ниже.

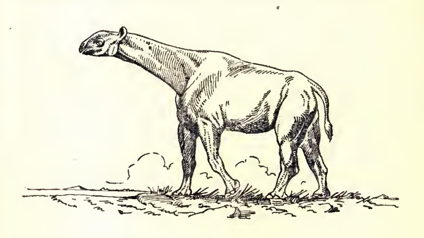
Тенденция к увеличению размеров тела еще ярче, чем у лошади-

[1] Как показал Р. Робб (1935, 1937), эти два признака в филогенезе лошадей изменялись коррелятивно. Подробнее об этом рассказано в книге Д. Г. Симпсона «Темпы и формы эволюции» (М., 1948).

пых, была выражена у титанотериев и носорогов. Эволюция обеих этих групп также началась с небольших эоценовых форм. Но уже в олигоцене эти непарнокопытные были представлены огромными животными, с размерами которых могут сравниться среди наземных млекопитающих лишь неогеновые хоботные.

Титанотерии, или бронтотерии (Brontotheriidae, рис. 61), достигали в холке высоты около 2,5 м при длине тела до 4,5 м. Их длинный и низкий череп с поразительно маленькой мозговой полостью нес на носовых или лобных костях большие рогоподобные выступы, парные или в виде толстого срединного «рога», раздвоенного у вершины.

Рис. 62. Индрикотерий (Indricotherium) (реконструкция К. К. Флерова).



Титанотерии обитали на влажных лугах вблизи водоемов, в лесах, а некоторые виды вели, вероятно, полуводный образ жизни. Питались они сочной лесной или водной растительностью. Титанотерии вымерли уже в раннем олигоцене. Их заместили представители другой группы непарнокопытных — носороги (Rhinocerotoidea), дожившие до нашего времени в лице немногих представителей. В олигоцене и неогене это была процветающая и очень разнообразная группа.

В отличие от современных носорогов, несущих на морде один-два рога, которые представляют собой, как это ни кажется странным, пучки особых сросшихся волос, многие древние носороги были безрогими (название этой группы было дано по современным формам). Среди них имелись относительно легкие, так называемые «бегающие носороги» (гиракодонты — Hyracodontidae), полуводные аминодонты (Amynodontidae), внешне несколько напоминавшие бегемотов, но особенно замечательны были гигантские носороги (Indricotheriidae,

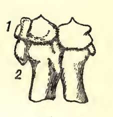
рис. 62), распространенные в Азии в олигоцене и начале миоцена. Это были крупнейшие из известных науке наземных млекопитающих, превосходившие даже крупных хоботных (и уступавшие по длине и массе тела лишь завроподам): длина их тела достигала 7—8 м, высота в холке — до 5,5 м. Довольно длинная и мощная шея могла поднять огромную голову (череп имел длину до 1,2 м) на высоту около 8 м над землей. Гигантские носороги обитали в открытых ландшафтах, лесостепях и саваннах, которые были широко распространены в Азии уже в олигоцене (Б. А. Трофимов, В. Ю. Решетов, 1975). Вероятно, эти животные питались листвой деревьев с высокими кронами. Дальнейшая аридизация азиатских степей привела в неогене к вымиранию этих удивительных животных.

Заслуживает упоминания еще одна интересная группа непарнокопытных, просуществовавшая от позднего эоцена до раннего плейстоцена,— халикотерии (Chalicotheriidae). По общим размерам тела и форме головы эти животные несколько напоминали лошадей, но их 3—4-палые конечности были снабжены не копытами, а большими изогнутыми когтями, похожими на когти гигантских ленивцев (см. ниже) или муравьедов. Любопытно, что создатель палеонтологии Ж. Кювье в свое время описал когтевую фалангу халикотерия как принадлежащую муравьеду («Pangolin»), будучи уверен в наличии жестких и однозначных корреляций между различными частями организма. Среди палеонтологов нет единства мнений по поводу образа жизни этих странных существ. Возможно, халикотерии, подобно гигантским ленивцам, питались молодыми побегами и листьями деревьев, ветви которых они подгибали и удерживали когтистыми лапами; по другому предположению, халикотерии использовали когти для выкапывания из почвы питательных клубней и корневищ растений.

Адаптивная радиация парнокопытных началась несколько позднее, чем непарнокопытных, однако в олигоцене уже существовали примитивные представители современных семейств свиных (Suidae), верблюдов (Camelidae), оленьков (Tragulidae) и целый ряд вымерших групп. Важный вклад в изучение эволюции копытных был сделан замечательным русским палеонтологом В. О. Ковалевским. Анализируя филогенетические преобразования скелета конечностей у ряда палеогеновых парнокопытных, В. О. Ковалевский разработал концепцию о так называемых адаптивных и инадаптивных изменениях органов в эволюции, которая позволяет объяснить своеобразный характер филогенеза некоторых групп — быстрое достижение ими биологического прогресса, после чего происходило столь же быстрое вымирание.

У различных групп парнокопытных происходила постепенная редукция боковых пальцев. В. О. Ковалевский обратил внимание на то, что в некоторых филетических линиях, названных им адаптивными (Gelocus, Sus), этот процесс происходил в целом одновременно и гармонично с преобразованиями запястья и предплюсны, тогда как в других, инадаптивных (Anoplotherium, Anthracotherium, Entelo-

don, Hyopotamus, Xiphodon), редукция пальцев опережала преобразования запястья и предплюсны (рис. 63). Во втором случае эволюционные преобразования конечностей происходили быстрее и соответствующие филетические линии раньше достигали расцвета. Однако этот путь эволюционных преобразований приводил к формированию механически несовершенной конструкции конечностей, которая не обеспечивала надлежащего перераспределения нагрузок при редукции боковых пальцев. В итоге при конкуренции с представителями адаптивных линий инадаптивные формы в дальнейшем вымирали.



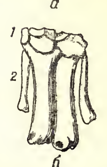


Рис. 63. Строение запястья и пясти у парнокопытных при инадаптивном *(а)* и адаптивном *(б)* типах эволюционных преобразований (по В. О. Ковалевскому):

а — Anoplotherium; *б* — Dicotyles; *1* — кости запястья; *2* — кости пясти

В общей форме, В. О. Ковалевский назвал инадаптивным такой путь эволюционных преобразований, при котором формирующееся приспособление несет в себе предпосылки для возникновения тех или иных внутренних противоречий; последние нарастают по мере развития приспособления, приводя в конце концов к эволюционному тупику. Филогенетические изменения как по адаптивному (свободному от подобных внутренних противоречий), так и по инадаптивному пути происходят под контролем естественного отбора и всегда являются приспособительными (так что сам термин В. О. Ковалевского «инадаптивный» = неприспособительный, в сущности, неудачен, но укоренился в науке). Отбор благоприятствует любым изменениям, дающим какой-либо выигрыш в борьбе за существование на данном историческом этапе, и не может «предвидеть» дальнейшей судьбы происходящих преобразований. Поэтому равно возможны и адаптивные и инадаптивные варианты изменений, поскольку вредные последствия инадаптивного пути проявляются лишь на последующих этапах филогенеза и не сами по себе, а при конкуренции с более удачными, адаптивными вариантами. Нередко инадаптивные изменения осуществляются быстрее, чем соответствующие адаптивные, поскольку первые происходят без глубоких перестроек организации, требующих большего эволюционного времени. Быстрота эволюционных преобразований, так сказать, покупается ценой их несовершенства. Этим и объясняется быстрый эволюционный успех инадаптивных линий, за которым, однако, следует их биологический ре-

гресс в результате конкуренции с представителями адаптивных групп.

Эволюция рассмотренных выше групп копытных в палеогене происходила на территориях Северной Америки и Евразии, обмен фаунистическими элементами между которыми происходил через Берингийский сухопутный «мост».

В Африке тем временем сформировалась своя оригинальная фауна растительноядных млекопитающих. В состав этой фауны входили внешне резко различающиеся животные: огромные хоботные (Proboscidea), небольшие даманы, или жиряки (Hyracoidea), напоминающие внешним обликом и образом жизни некоторых грызунов, вымершие еще в палеогене эмбритоподы (Embrithopoda), отдаленно похожие на носорогов или титанотериев, и перешедшие к водному образу жизни сиреновые (Sirenia), у которых развился горизонтальный хвостовой плавник, передние конечности преобразовались в ласты, а задние редуцировались. Однако при всем внешнем несходстве этих животных ряд характерных особенностей их строения (увеличение одной пары резцов, строение коренных зубов, редукция ключиц, наличие копыт, положение млечных желез и др.) позволяет предполагать общее происхождение указанных групп. Некоторые авторы полагают, что их предками могли быть какие-то примитивные кондиляртры; однако в Африке, где возникли все эти группы, ископаемых остатков кондилярт пока не обнаружено.

Древнейшим известным представителем хоботных является меритерий (Moeritherium) из позднего эоцена и раннего олигоцена Египта. Меритерий был величиной с тапира и внешне, вероятно, походил на это животное, имея зачаточный хобот. Вторые пары резцов в верхней и нижней челюсти были сильно увеличены; их дальнейшая гипертрофия у более поздних хоботных привела к формированию бивней.

В раннем олигоцене появились древнейшие мастодонты — более высокоразвитые хоботные, внешне уже напоминавшие настоящих слонов. Название «мастодонт» означает буквально «сосцезуб», что связано с характерной формой увеличенных коренных зубов, коронки которых несли сосцевидные бугорки. По паре гипертрофированных резцов-бивней было как в верхней, так и в нижней челюсти. Морда у мастодонтов оставалась удлиненной, поэтому хобот (результат разрастания верхней губы и носа) был относительно коротким. Мастодонты были много крупнее меритерия, некоторые виды уже в олигоцене достигали размеров современных слонов. Мастодонтами называют представителей нескольких семейств, существовавших с олигоцена до плейстоцена (Gomphotheriidae, Mastodontidae). Расцвет хоботных наступил уже в неогене.

Особняком стоят эмбритоподы, представленные единственным родом — арсинойтерием (Arsinoitherium), остатки которого известны только из нижнеолигоценовых отложений Египта. Арсинойтерии были величиной с крупных носорогов (длина тела около 3,5 м) и внешне несколько напоминали последних (так же как эоценовых уинтатериев из диноцерат) телосложением и наличием двух пар костных рого-

подобных выростов на морде. Рога передней пары, достигавшие в длину более 0,5 м, расходились вверх и вбок от общего основания на носовых костях, небольшие задние рога сидели на лбу. Эмбритоподы вымерли уже в палеогене, не оставив потомков.

Сирены, в современной фауне представленные лишь двумя родами (ламантином — Trichechus и дюгонем — Dugong), обособились от других полукопытных, возможно, в палеоцене в связи с приспособлением к постоянной жизни в воде. Сирены возникли в прибрежных водах теплых морей еще существовавшего тогда океана Тетис и были широко распространены уже в эоцене.

В палеогеновых морях, помимо сирен, появились и другие млекопитающие, которые заняли освободившиеся экологические ниши морских рептилий. Это были древнейшие китообразные (Cetacea), остатки которых обнаружены в среднеэоценовых отложениях Северной Африки (т. е. также в области эпиконтинентальных морей океана Тетис). Пропорции тела архаических китов (Archaeoceti) значительно отличались от таковых современных групп: туловище было длинное и относительно тонкое (у наиболее крупной формы зейглодона — Zeuglodon — оно достигало в длину до 21 м при диаметре не более 2,5 м). Длинные узкие челюсти большого (длиной до 1,2 м) и низкого черепа были усажены впереди коническими, а сзади сжатыми с боков острыми зубами. Короткие передние конечности располагались близко к голове, а задние были очень сильно редуцированы. По всей вероятности, китообразные возникли от каких-то примитивных наземных хищников — креодонтов (см. ниже), перешедших к рыбоядности и постепенно развивших приспособления к амфибиотической, а потом и к чисто водной жизни. Примитивные представители современных групп китообразных — зубатых (Odontoceti) и беззубых (Mystacoceti) китов — появились, соответственно, в позднем эоцене и олигоцене.

Морская ихтиофауна палеогена уже включала все ныне существующие крупные группы рыб, хотя видовой состав и отличался от современного. Уже в плиоценовой эпохе неогена существовала крупнейшая из хищных акул Megalodon, длина тела которой достигала 30 м, а диаметр открытой пасти был свыше 2 м.

Вернемся, однако, на сушу, где разворачивались наиболее интересные страницы кайнозойской эволюции органического мира.

До сих пор мы концентрировали внимание на растительноядных млекопитающих в связи с их важной ролью в биоценозах кайнозойской биосферы, как первичных потребителей растительной биомассы. От примитивных насекомоядных предков возникли также разнообразные хищники, широко представленные среди палеогеновых млекопитающих.

Древнейшие представители отряда плацентарных хищников (Carnivora) — креодонты (Creodonta) — по некоторым чертам организации были близки к примитивным копытным кондиляртрам и, вероятно, имели общее с ними происхождение. Креодонты характеризовались всеми указанными выше основными особенностями архаических групп

млекопитающих: длинным низким черепом с маленькой мозговой коробкой, пятипалыми конечностями, плантиградностью и т. д. Ископаемые остатки креодонтов известны начиная с нижних горизонтов палеоцена, так что обособление эволюционного ствола древнейших хищников произошло, вероятно, еще в конце мелового периода. Наиболее ранние креодонты имели небольшие размеры, тонкие конечности и стройное тело, представляя переходный тип от насекомоядных предков. Однако уже в палеоцене появились более крупные хищники, примером которых может служить арктоцион (Arctocyon), размерами и телосложением напоминавший современных медведей. В раннем олигоцене существовали еще более крупные и тяжело построенные креодонты; самый большой из них — эндрюсархус (Andrewsarchus) — достигал в длину около 4 м при высоте в холке до 2 м; его череп имел длину 0,9 м. И крупные и мелкие креодонты питались различными архаическими растительноядными млекопитающими и другой доступной им добычей. Поведение креодонтов, вероятно, было весьма простым в сравнении с поведением современных хищников как в отношении приемов охоты, так и в уходе за потомством. С появлением новых групп млекопитающих с более высокоразвитым головным мозгом креодонты неминуемо должны были сойти со сцены. Уже из верхнеэоценовых отложений известны ископаемые остатки древнейших представителей высших хищников (Fissipedia), обладавших сравнительно большим головным мозгом и рядом других прогрессивных признаков. В олигоцене последние креодонты вымирают.

В палеогене, помимо млекопитающих, процветали и многие другие группы наземных позвоночных. Во влажных тропических лесах, в пресных водоемах в изобилии встречались бесхвостые и хвостатые земноводные. В более открытых местообитаниях предпочитали селиться многочисленные ящерицы и змеи (число чешуйчатых рептилий в кайнозое ничуть не уменьшилось и возникли некоторые новые семейства). На суше, в пресных водоемах и в морях жили разнообразные черепахи. Представители единственной группы архозавров, пережившей великое вымирание в конце мелового периода,— крокодилы — процветали в жарком климате палеогена и были широко распространены в Европе, Северной и Южной Америке, Африке, Австралии, Южной и Юго-Восточной Азии. Наконец, потомки архозавров, птицы, достигли в кайнозое подлинного расцвета, став самой обильной видами группой наземных позвоночных.

Между птицами и млекопитающими произошел своего рода «раздел сфер влияния». Большинство видов зверей, возникших от сумеречных и ночных мезозойских форм (см. выше), сохранило и в кайнозое предпочтение к ночной активности, тогда как птицы, потомки гелиотермных рептилий, остались преимущественно дневными животными и поныне. Ш. Д. Пьер (1975) подсчитал, что в составе современной фауны тропических лесов Габона и Панамы дневной образ жизни ведет 96% видов птиц, тогда как для 70% видов млекопитающих характерна ночная активность. Разумеется, оба класса высших амниот отчасти проникли и в «чужую сферу влияния»: имеются пре-

имущественно дневные группы млекопитающих и ночные птицы. Но это относится к значительному меньшинству видов в обоих классах и потребовало развития у них специальных адаптаций, не характерных для данного класса в целом. У млекопитающих, по мнению Пьера, с освоением дневной активности связано увеличение размеров тела и развитие специализированной пищеварительной системы, позволяющей использовать относительно грубые, трудно перевариваемые и объемные растительные корма (вспомним появление крупных и даже очень крупных животных среди рассмотренных выше различных групп растительноядных млекопитающих).

Рис. 64. Диатрима (Diatryma) (реконструкция З. Буриана).



Интересно возникновение в раннем эоцене крупных наземных нелетающих птиц с редуцированными крыльями. Некоторые из них обладали высоким массивным клювом с острыми краями и были, вероятно, опасными хищниками. Североамериканская эоценовая диатрима (Diatryma, рис. 64), достигавшая двухметровой высоты, и более поздний, миоценовый фороракос (Phororacos) из Южной Америки, пожалуй, напоминали двуногих хищных динозавров (разумеется, на более высоком уровне организации). Существование таких крупных нелетающих птиц показывает, что после вымирания динозавров птицы, как и млекопитающие, сделали попытку занять освободившиеся в биоценозах экологические ниши крупных хищников. Неудача птиц в этой роли может быть связана с меньшим (по сравнению со зверями) совершенством размножения и трудностями насиживания яиц и выращивания птенцов для нелетающих видов, численность которых, как крупных хищников, не могла быть высокой. Во всяком

случае, эти своеобразные «пернатые динозавры» вымерли после появления высших групп хищных млекопитающих.

Уже с позднеэоценового времени известны пингвины (Impennes), вся история которых проходила в южном полушарии. Ископаемые пингвины найдены в Новой Зеландии и Южной Америке. Высказывались предположения, что уход пингвинов с суши в океан связан с развитием оледенения Антарктиды, но это неверно: пингвины как группа морских рыбоядных птиц, утративших способность к полету, сформировалась задолго до начала оледенения, и среди современных пингвинов лишь 2 вида гнездятся в Антарктиде, большинство — в умеренной зоне, а 1 вид — даже в тропиках. Ближайшими родственниками пингвинов являются хорошо летающие трубконосые птицы (Procellariae), к которым относятся альбатросы и буревестники.

НА ОТРЕЗАННЫХ МАТЕРИКАХ

Выше мы уже упоминали, что Австралия, Южная Америка и Антарктида по крайней мере с эоцена полностью обособились друг от друга и от всех других континентов широкими морскими проливами и морями. К сожалению, о развитии жизни в Антарктиде перед началом последнего оледенения мы практически еще ничего не знаем. Зато чрезвычайно интересна судьба оказавшихся в изоляции Австралии и Южной Америки.

Поскольку Австралия уже со времени распада Гондваны занимала более обособленное положение, будучи связана с другими материками, главным образом через Антарктиду (рис. 39), в Австралию ко времени ее изоляции, по-видимому, еще не проникли плацентарные млекопитающие. В ней сформировалась уникальная фауна сумчатых и однопроходных, отчасти сохранившаяся до наших дней. Однако палеонтологическая история австралийских млекопитающих известна, к сожалению, еще очень плохо. Имеются основания думать, что современная фауна этого материка значительно обеднена по сравнению с предшествующими эпохами кайнозоя. В связи с этим можно упомянуть, например, таких австралийских плейстоценовых животных, как дипротодон (Diprotodon), самое крупное из известных сумчатых, достигавшее размеров носорога с черепом длиной около 1 м и мощными бивнеподобными резцами в верхней и нижней челюсти, или «сумчатый лев» (Thylacoleo), обладавший очень своеобразной зубной системой: коренные зубы были редуцированы, зато имелись огромные режущие предкоренные (на этом основании некоторые палеонтологи считают эту форму хищником, другие же полагают, что «сумчатый лев» питался какими-то плодами).

В Южную Америку до ее отделения от Северной Америки успели проникнуть некоторые архаические группы плацентарных млекопитающих, имелись там и сумчатые. На основе этих групп в течение длительной изоляции Южной Америки там сложилась удивительная фауна архаических форм. В Северной Америке, Европе и Азии в течение палеогена и неогена плацентарные млекопитающие в целом сде-

лали большой шаг вперед по пути морфофизиологического прогресса: увеличение и усовершенствование головного мозга, соответствующее усложнение поведения, прогрессивные изменения локомоторного аппарата, органов пищеварения, зубной системы и т. д. В Южной Америке все это время продолжали процветать архаические группы, сохранявшие примитивное строение головного мозга, но также на свой лад совершенствовавшие строение органов пищеварения и локомоции в связи с развитием различных адаптаций, многие из которых оказались очень сходными с соответствующими приспособлениями млекопитающих Старого Света и Северной Америки.

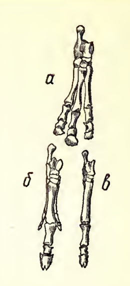


Рис. 65. Скелет стопы литоптерн (из А. Ш. Ромера):
а — Macrauchenia; *б* — Diadiaphorus; *в* — Thoatherium.

Очень разнообразны и порой причудливы были южноамериканские растительноядные млекопитающие. Копытные были представлены особыми группами нотоунгулят (Notoungulata), астрапотериев (Astrapotheria), литоптерн (Litopterna) и пиротериев (Pyrotheria). Представители первого из этих отрядов, нотоунгуляты, известны также из палеоцена Азии (где, вероятно, и возникла эта группа) и раннего эоцена Северной Америки, но исчезли повсеместно уже в эоцене, сохранившись и процветая лишь в Южной Америке. Среди южноамериканских нотоунгулят были разнообразные формы, от мелких и быстрых типотериев (Typotheria) с длинными задними конечностями, похожих на кроликов размерами, сложением тела и строением зубов, до тяжелых коротконогих токсодонтов (Toxodonta), достигавших в длину 2,75 м и похожих на некоторых безрогих носорогов.

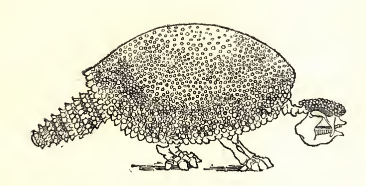
Астрапотерии и пиротерии были крупнейшими копытными Южной Америки, достигавшими размеров крупных носорогов и даже слонов. С последними представители этих южноамериканских групп были сходны также строением конечностей и наличием хобота, а пиротерии удивительно напоминали настоящих хоботных еще и общим обликом черепа и особенностями зубной системы (вплоть до больших бивнеподобных резцов в верхней и нижней челюсти).

В эволюции последней группы южноамериканских копытных, литоптерн, возникли формы, конечности которых были поразительно похожи на ноги лошадей. В процессе приспособления к быстрому бегу по относительно плотной почве травянистых равнин (саванн), у этих литоптерн усиливался средний палец и редуцировались боковые (рис. 65), вплоть до полной их редукции у миоценового тоа-

терия (Thoatherium). Тоатерий был в этом отношении даже более специализирован, чем настоящие лошади (Equus), сохраняющие рудименты боковых пальцев в виде так называемых грифельных косточек (рис. 60). Наиболее поздний представитель литоптерн — плейстоценовая макраухения (Macrauchenia) размерами и пропорциями тела напоминала верблюда, но имела трехпалые ноги, а ноздри на черепе располагались сверху (как у хоботных животных; возможно, макраухения имела небольшой хобот).

Таким образом, при отсутствии в Южной Америке настоящих хоботных, носорогов, лошадей, зайцеобразных и других групп расти-

Рис. 66. Глиптодон (Glyptodon) (из А. Ш. Ромера).



тельноядных млекопитающих там конвергентно возникли формы, иногда удивительно напоминавшие внешне своих аналогов.

Зато совершенно специфичны южноамериканские неполнозубые (Edentata). Эта группа, возможно, возникла в Северной Америке (откуда известны остатки древнейших палеоценовых форм), но центром эволюции неполнозубых стала Южная Америка после ее изоляции. И современные неполнозубые (ленивцы, броненосцы, муравьеды) обитают в основном в Южной Америке, за исключением нескольких видов, проникших в южную часть Северной Америки в относительно недавнее время. Среди вымерших неполнозубых интересны родственные броненосцам глиптодонты (Glyptodontidae, рис. 66), тело которых было одето сплошным панцирем из сросшихся многочисленных мелких костных пластинок — остеодерм [1]. «Шапочка» из остеодерм

[1] В отличие от глиптодонтов у броненосцев (Dasypodidae) довольно крупные пластины панциря, располагающиеся правильными поперечными рядами,

прикрывала сверху и голову. Пальцы коротких мощных лап были защищены копытами. Глиптодонты достигали крупных размеров (длиной до 5 м).

Но особенно интересной группой неполнозубых были так называемые гигантские наземные ленивцы, или мегатерии (Megatheriidae, рис. 67). Эти животные, как и глиптодонты, известны начиная с олигоцена. Некоторые более поздние представители мегатериев достигали огромных размеров: плейстоценовый мегатерий (Megatherium) был высотой со слона при длине тела около 6 м. Внешний облик этих странных существ был своеобразен. Огромное тело опиралось на

Рис. 67. Мегатерий (Megatherium) (реконструкция З. Буриана).



мощные конечности, особенно велики были задние лапы с большими широкими ступнями. Передние конечности несли крупные изогнутые когти и при ходьбе опирались не на ладонную, а на тыльную сторону, пальцами внутрь. Вероятно, движение гигантов было медленным и достаточно неуклюжим. Судя по строению их скелета, мегатерии могли вздымать свое огромное тело вертикально, опираясь на задние лапы; передние конечности, цепляясь крепкими когтями, пригибали ветви и кроны деревьев, листьями которых питались гигантские ленивцы. Конечно, не все мегатерии были столь велики, меньшие виды имели длину тела порядка 2—3 м. По данным П. Мартина, В. Сабельса и Д. Шулера (1961), мегатерии обладали высокой экологической пластичностью, освоив самые различные местообита-

не срастаются в один щит: шарнирные пояса в средней части панциря позволяют броненосцам сворачиваться в шар.

ния и широко расселившись по Южной Америке (а после соединения двух Америк проникли и в Северную).

Плацентарных хищников в Южной Америке не было. Соответствующие экологические ниши занимали в основном разнообразные сумчатые хищники (Borhyaenidae), коротконогие и большеголовые звери, вооруженные острыми клыками и крепкими когтями; самые крупные их виды достигали размеров медведей. С сумчатыми хищниками конкурировали упомянутые выше полутора-двухметровые хищные нелетающие птицы — фороракосы и, может быть, своеобразные крокодилы — себекозухии (Sebecosuchia). У себекозухий, в отличие от подавляющего большинства крокодилов, череп был сжат с боков, а не уплощен сверху. Е. Кольберт высказал предположение, что себекозухии в Южной Америке вернулись к наземной жизни, став новой группой наземных хищных архозавров.

В плиоценовую эпоху неогена вновь восстановилась связь между Южной Америкой и Северной Америкой[1] и по сухопутному «мосту» в Южную Америку хлынула волна новых, более совершенных групп млекопитающих (непарно- и парнокопытные, зайцеобразные, настоящие хоботные, высшие плацентарные хищники — фиссипедии). Это привело к быстрому вымиранию большинства специфических южноамериканских групп млекопитающих, как растительноядных, так и хищных. До плейстоцена продержались лишь немногие литоптерны и нотоунгуляты. Зато неполнозубые оказались вполне конкурентоспособны по отношению к высшим группам млекопитающих и даже расселились в Северную Америку. Это относится и к глиптодонтам, и к гигантским ленивцам, обитавшим в плейстоцене на огромных территориях от современных Аризоны и Флориды до Аргентины. Гигантские ленивцы дожили, несомненно, до времени появления в Америке человека. В некоторых пещерах в Северной и Южной Америке сохранились не только скелеты этих животных, но и остатки их шкур, вместе с каменными и костяными орудиями человека. Возможно, последние мегатерии вымерли всего несколько тысячелетий назад. Не исключено, что преследование со стороны людей послужило одной из причин гибели этих медлительных и неуклюжих животных. В то же время, забегая несколько вперед, отметим, что в конце плейстоцена в Америке вымерло подавляющее большинство существовавших здесь прежде многочисленных крупных млекопитающих (подробнее см. ниже).

РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ В НЕОГЕНЕ

Как мы уже упоминали, в течение неогена произошло значительное повышение материков (геократическая фаза), сопровождавшееся морской регрессией, иссушением климата и прогрессирующим развитием

[1] В олигоцене в Южную Америку каким-то образом (может быть, на естественных плотах из упавших деревьев и другого растительного материала) проникли примитивные грызуны, ставшие предками южноамериканских дикобразов, морских свинок и шиншилл, а также предки южноамериканских, или широконосых, обезьян (Platyrrhini).

открытых ландшафтов. Одновременно происходило постепенное понижение средних температур на поверхности Земли. Эти изменения природных условий оказали глубокое влияние на флору, о чем уже говорилось выше, и фауну.

В неогене получили преобладание виды наземных животных, приспособленные к жизни в открытых и относительно сухих местообитаниях типа лесостепей, степей и саванн. В олигоцене вымерли многие формы, тяготевшие к лесам, влажным лугам, заболоченным участкам и тому подобным биотопам, характерным для палеогена. Эта судьба постигла многие группы непарнокопытных. Зато парнокопытные начиная с олигоцена широко распространились и быстро прогрессировали. Особенно это относится к наиболее новым их группам: оленям (Cervidae), жирафам (Giraffidae), вилорогам (Antilocapridae) и многочисленным полорогим (Bovidae). Успех этих форм прежде всего связан со специализацией зубов и пищеварительной системы к переработке грубых растительных кормов (злаков и других растений степей и саванн), а также с приспособлениями к быстрому бегу по относительно плотной почве травянистых равнин.

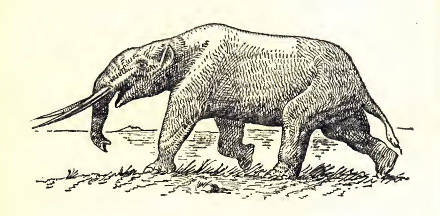
Из непарнокопытных в неогене успешно конкурировали с парнокопытными лишь лошади и носороги. Миоценовые и плиоценовые лошади очень многочисленны и разнообразны. Общее направление их эволюции (как и обычно, прослеживающееся в нескольких независимых и параллельных филетических линиях) характеризовалось дальнейшим увеличением размеров тела, сопровождавшимся коррелятивным удлинением морды и, соответственно, зубного ряда, увеличением размеров (особенно высоты) коренных зубов и развитием сложной системы гребней на их жующей поверхности, удлинением конечностей с дальнейшей редукцией боковых пальцев (рис. 60). При этом в разных филетических линиях преобразования различных указанных признаков происходили с разной скоростью и независимо друг от друга: в одних линиях быстрее прогрессировали преобразования зубов, в других — конечностей и т. п.[1]. Для миоцена характерны трехпалые лошади (Parahippus, Merychippus, Hipparion и др.), у которых боковые пальцы были укорочены и касались субстрата, вероятно, лишь при более медленной ходьбе и при пересечении участков с влажной почвой (препятствуя увязанию). Центром эволюции лошадей оставалась Северная Америка, откуда эти непарнокопытные проникли в Евразию и Южную Америку. В плиоцене появились формы (Pliohippus, Plesippus), строение конечностей и зубов которых приближалось к таковым современной лошади (Equus), известной начиная с плейстоцена.

В неогене максимального расцвета достигли также хоботные, расселившиеся из Африки в Евразию, затем в Северную и наконец в Южную Америку. Центральный эволюционный ствол хоботных был

[1] На основании анализа этих преобразований Г. Ф. Осборном был сформулирован принцип независимой эволюции отдельных признаков, который лег в основу концепции «мозаичной эволюции» Г. де Бира.

представлен мастодонтами (рис. 68), среди которых появились очень разнообразные формы: с коротким и длинным хоботом, различного строения бивнями и т. п. Чрезвычайно своеобразны были так называемые лопаторылые мастодонты (Amebelodon, Platybelodon), у которых передняя (симфизиальная) область нижней челюсти чрезвычайно удлинилась, образовав вместе с огромными уплощенными резцами своего рода «совок» или «лопату», далеко выдвинутую вперед и имевшую чудовищную длину: у животного, достигавшего в холке высоты 2,5 м, нижняя челюсть составляла более 2 м. По-видимому, лопаторылые мастодонты использовали свою феноменальную нижнюю челюсть именно как лопату, подцепляя ею какой-то растительный корм, скорее всего, со дна неглубоких полузаболоченных водоемов: сочные листья, клубни или корневища водных растений.

Рис. 68. Мастодонт (Mastodon) (реконструкция К. К. Флерова).



Боковой ветвью эволюционного ствола мастодонтов были миоценовые динотерии (Deinotherium), у которых передняя часть нижней челюсти была отогнута вниз, а сидящие на ней бивни были направлены вниз и назад. Сейчас очень трудно представить, как использовали такие бивни эти крупные хоботные.

От мастодонтов в миоцене возникли и настоящие слоны (Elephantidae). Их родиной, вероятно, была Южная Азия, откуда они в плиоцене расселились в Европу, Северную Америку и Африку. У слонов, в отличие от мастодонтов и динотериев, сохранилась лишь верхнечелюстная пара бивней, но особенно характерной чертой настоящих слонов является строение их огромных коренных зубов, высокие и сжатые с боков коронки которых состоят как бы из многочисленных

поперечных пластинок, образующих на жевательной поверхности узор из узких поперечных гребней и желобков.

Обилию растительноядных млекопитающих в лесостепях и саваннах неогена соответствует и разнообразие хищников. В миоцене существовали уже все семейства современных хищных млекопитающих, представленные главным образом примитивными формами (большинство современных родов известно начиная с плейстоцена).

Среди ископаемых кошачьих (Felidae) интересна группа так называемых саблезубов (или, правильнее, «кинжалозубов» — Machairodontinae), существовавшая с олигоцена до плейстоцена. Этих хищ-

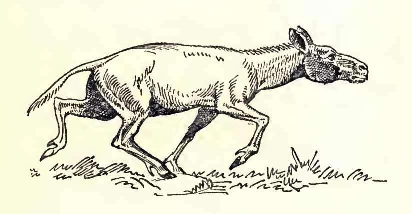
Рис. 69. Саблезуб (реконструкция К. К. Флерова).



ников иногда называют «саблезубыми тиграми», но к тиграм они были не более близки, чем к львам, леопардам или домашним кошкам (которые являются представителями другого подсемейства кошачьих, собственно кошек — Felinae). Саблезубы (рис. 69) обладали огромными, уплощенными с боков клыками, достигавшими у крупных форм длины около 15 см; этим клыкам хищники и обязаны своим названием. Череп имел относительно длинную (по сравнению с собственно кошачьими) морду. Своеобразным было и телосложение саблезубов, характеризовавшееся коренастым, крепким туловищем, мощной шеей и могучими когтистыми лапами, причем передние конечности были длиннее и, видимо, сильнее задних. Такой тип телосложения совсем не соответствует способам охоты, характерным для современных кошачьих; едва ли саблезубы могли совершать дальние прыжки на добычу из засады или стремительно преследовать ее даже на коротких расстояниях. Чудовищные клыки и способность чрезвычайно широко

открывать пасть, отводя нижнюю челюсть далеко вниз и назад (под углом, близким к прямому или даже несколько бóльшим), указывают на то, что главным способом умерщвления добычи у саблезубов было нанесение страшных ударов клыками, глубоко вонзавшимися в тело жертвы и причинявших тяжелые ранения. Вероятно, основной добычей больших саблезубов (отметим, что среди них имелись и относительно мелкие виды) были крупные толстокожие животные (хоботные, носороги и др.), на которых хищники нападали из засады. Любопытно, что в Южной Америке в плиоцене существовал сумчатый саблезуб (Thylacosmilus), обладавший конвергентным сходством с на-

Рис. 70. Гиппарион (Hipparion) (реконструкция К. К. Флерова).



стоящими саблезубами — кошачьими. Его добычей, вероятно, были такие крупные толстокожие животные, как токсодонты, мегатерии и др. В плейстоцене его вытеснили настоящие саблезубы (Smilodon), проникшие в Южную Америку из Северной вместе с другими видами высших млекопитающих (см. выше). Вымирание большинства крупных растительноядных форм к концу плейстоцена привело к вымиранию охотившихся на них саблезубов.

В миоцене водные млекопитающие пополнились ластоногими (Pinnipedia), разные линии эволюции которых — ушатые (Otariidae) и безухие (Procidae) тюлени и моржи (Odobaenidae) — возникли, вероятно, от примитивных представителей различных семейств фиссипедий. Общие особенности строения ластоногих сформировались параллельно и независимо в трех указанных группах.

На огромных пространствах Северной Америки, Европы, Азии и Африки, занятых лесостепями и степями с разной степенью увлаж-

ненности, в позднем миоцене и плиоцене получила широчайшее распространение характерная фауна, которую называют «гиппарионовой» по самому характерному ее представителю, трехпалой лошади — гиппариону (Hipparion, рис. 70). Многотысячные табуны гиппарионов паслись на лугах и остепненных участках, перемежавшихся с рощами широколиственных листопадных деревьев и кустарников (дуб, бук, ясень, вяз, ольха, различные виды тополя, граб, клен, грецкий орех и др.), и разреженными лесами (включавшими широколиственные и хвойные деревья: сосны, секвойи, болотные кипарисы), прорезанных долинами рек и заболоченными низинами. Вместе с гиппарионами обитали разнообразные антилопы, олени, древние жирафы (среди которых были палеотрагусы — Palaeotragus, похожие на современных окапи, со слегка удлиненными шеей и конечностями, и тяжелые буйволообразные сиватерии — Sivatherium), хоботные (мастодонты и динотерии), носороги и страусы (близкие к современным африканским). В состав гиппарионовой фауны входили, конечно, и хищники (саблезубы, различные псовые, гиены, росомахи, куницы, виверры и др.), а также различные другие животные (грызуны, зайцеобразные, обезьяны) [1].

По-видимому, гиппарионовая фауна, рассматриваемая в целом, была в значительной степени предковой для современной фауны Африки, включающей представителей тех же основных групп животных. По аналогии с недавним прошлым африканских саванн и по обилию ископаемых остатков различных копытных в местонахождениях гиппарионовой фауны можно заключить, что в конце миоцена — плиоцене на огромных пространствах равнин Старого и Нового Света паслись неисчислимые стада гиппарионов, антилоп, оленей, хоботных и других растительноядных млекопитающих. Ю. А. Орлов (1961) высказал предположение, что в зоне умеренного пояса, где уже в неогене были отчетливо выражены сезонные изменения климата, эти гигантские стада копытных и сопровождавшие их хищники должны были совершать весной и осенью далекие миграции, подобные миграциям африканских копытных (связанным с сезонным выпадением осадков), но в гораздо большем масштабе.

ЧЕТВЕРТИЧНЫЙ ПЕРИОД

В плейстоцене происходило дальнейшее похолодание климата, сопровождавшееся постепенным отступанием теплолюбивой флоры и фауны в Евразии и Северной Америке к югу. Широкое распространение получили листопадные и хвойные леса, общий облик которых уже напоминал современные леса умеренного пояса. Состав фауны также приближался к современному; появились многие ныне существующие роды млекопитающих.

---

[1] Подробное описание гиппарионовой фауны, захоронение которой было обнаружено в 1928 г. Ю. А. Орловым у г. Павлодара, можно найти в его книге «В мире древних животных» (М., 1968).

Однако в плейстоцене сохранялись и более древние формы и группы животных (мегатерии, глиптодонты, макраухении, токсодонты, мастодонты, динотерии, саблезубы и др.), особенно многочисленные в Америке. Появились и некоторые своеобразные виды, которым не суждено было пережить плейстоценовую эпоху. Среди них интересны гигантские бобры — трогонтерии (Trogontherium), имевшие длину более 2 м; носороги — эласмотерии (Elasmotherium), обладавшие огромным вздутием лобной области черепа, биологическая роль которого остается неизвестной; большерогие олени — мегалоцеросы (или «ирландские лоси» — Megaloceros, рис. 71), достигав-

Рис. 71. Большерогий олень (Megaloceros) (реконструкция К. К. Флерова).



шие высоты в холке около 2 м, но особенно замечательные поистине гигантскими ветвистыми рогами, размах которых превышал 4 м. Эти поразительные рога требовали, конечно, у организма немалых энергетических затрат и на их развитие в онтогенезе, и на поддержание головы с таким тяжелым вооружением. Вероятно, мегалоцеросы использовали рога для тех же целей, что и остальные олени: как демонстрационный признак и «турнирное оружие» в борьбе между самцами в период гона (у самок рога отсутствовали). Развитие рогов, таким образом, контролировалось половым отбором, который нередко при отсутствии опасных хищников или при хорошей защищенности данного вида особенностями его образа жизни и занимаемых местообитаний приводит к формированию подобных демонстрационных признаков, выглядящих своего рода излишествами (достаточно вспом-

нить хотя бы хвост павлина, ослепительные окраски фазанов и райских птиц и т. п.)[1].

Из плейстоценовых отложений известны многочисленные находки крупных нелетающих страусоподобных птиц, отдельные виды которых дожили до наших дней (африканские, австралийские и американские страусы, а также более мелкие киви), другие вымерли к концу плейстоцена или были истреблены человеком в совсем недавнее время. Эта печальная судьба постигла в первую очередь гигантских птиц, обитавших на островах: мадагаскарских эпиорнисов (Aepiornithes) и новозеландских моа (Dinornithes), достигавших в высоту 3,3 м. Хотя в отложениях палеогена ископаемые остатки нелетающих страусоподобных бескилевых птиц (Ratitae) представлены скудно, этот эволюционный ствол (или, по мнению некоторых ученых, отдельные филетические линии, эволюционировавшие параллельно) должен был обособиться от остальных птиц еще в конце мелового периода, о чем говорит сохранение бескилевыми ряда примитивных особенностей скелета. Утрата способности к полету происходила на разных этапах эволюционной истории птиц у многих групп и была, вероятно, связана с отсутствием опасных четвероногих хищников в местообитаниях, занимаемых птицами. Поэтому так часто нелетающие птицы появлялись на островах и изолированных континентах (Австралия, Южная Америка).

Как мы уже упоминали, прогрессировавшее похолодание завершилось в плейстоцене развитием великого оледенения. Наступление ледников сопровождалось далеким отступанием теплолюбивых флор и фаун на юг, к экваториальному поясу. В межледниковые эпохи, продолжавшиеся по нескольку десятков тысяч лет, происходили обратные смещения климатических зон и соответствующих им флор и фаун к северу.

В то же время в относительной близости к границам оледенения в Европе, Азии и Северной Америке сформировался специфический приледниковый пояс, характеризовавшийся особыми физико-географическими условиями (резко континентальный климат с низким уровнем средних температур при сухом воздухе и в то же время достаточной обводненности территории летом за счет талых ледниковых вод, с возникновением в низинах озер и заболоченных участков). В этой обширной приледниковой зоне возник и особый биоценоз (тундростепь), существовавший все время оледенения и перемещавшийся в соответствии с изменениями границ ледника к северу или к югу. Флора тундростепи включала различные травянистые растения (особенно злаки и осоки), мхи, а также мелкие деревца и кустарники, произраставшие главным образом в долинах рек и по берегам озер (ивы, березы, ольхи, а также сосны и лиственницы).

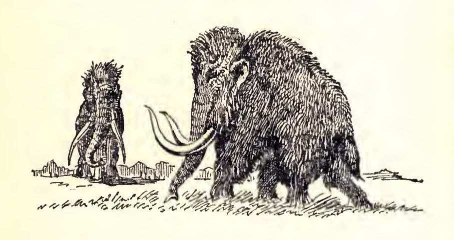
При этом общая биомасса растительности (в основном за счет

---

[1] По-видимому, забвением этого объясняются попытки некоторых ученых объяснить развитие гигантских рогов мегалоцероса в духе автогенетических концепций («направленное развитие», «инерция» и т. п.).

трав) в тундростепи была, по-видимому, очень велика, что позволило расселиться на огромных пространствах приледникового пояса обильной и своеобразной фауне, которую называют мамонтовой. Эта удивительная приледниковая фауна включала мамонтов, шерстистых носорогов, овцебыков, короткорогих бизонов, северных оленей, антилоп сайгаков, грызунов (сусликов, сурков, леммингов), зайцеобразных, а также различных хищников (пещерных львов, пещерных медведей, гиен, песцов, росомах). Состав мамонтовой фауны свидетельствует о том, что она произошла от фауны гиппариона, будучи ее северным приледниковым вариантом (а современная африканская

Рис. 72. Мамонт (Mammonteus) (реконструкция К. К. Флерова).



фауна является в определенной степени южным, тропическим производным гиппарионовой).

Для всех видов животных мамонтовой фауны характерны приспособления к жизни в условиях низких температур, в частности длинная и густая шерсть. Густой и очень длинной рыжей шерстью (с длиной волос до 70—80 см) был покрыт и мамонт (Mammonteus, рис. 72) — северный слон, обитавший еще около 12 000 лет назад на огромных территориях Европы (достигая в отдельные эпохи к югу Италии, Крыма и Закавказья), Азии и Северной Америки.

Изучение представителей мамонтовой фауны в сравнении с другими ископаемыми животными значительно облегчается сохранением целых трупов или их частей в условиях вечной мерзлоты (см. «Введение»). На территории нашей страны был сделан целый ряд замечательных находок такого рода; наиболее известен из них так называемый «березовский мамонт», найденный в 1901 г. на берегу реки Бе-

резовки, на северо-востоке Сибири[1], а последняя находка — почти целый труп 5—7-месячного мамонтенка, обнаруженный в 1977 г. на берегу ручья, впадающего в реку Берелех (приток Колымы).

Пропорции тела мамонта заметно отличались от таковых современных слонов, индийского и африканского. Теменная часть черепа сильно выступала вверх, а затылок был скошен вниз, к глубокой шейной выемке, позади которой на спине возвышался большой горб, состоявший из жира. Вероятно, это был запас питательных веществ, использовавшийся во время голодного зимнего сезона. Позади горба спина была круто скошена вниз. Огромные бивни (длиной до 2,5 м) закручивались вверх и внутрь. В содержимом желудков мамонтов были обнаружены остатки листьев и стеблей злаков и осок, а также побегов ив, берез и ольх, иногда даже лиственниц и сосен. Основу питания мамонта, вероятно, составляли травянистые растения (Н. К. Верещагин, 1974).

Во многих местах, где прежде обитали мамонты,— в Сибири, на Новосибирских островах, на Аляске, на Украине и т. д.— были обнаружены огромные скопления скелетов этих животных, так называемые «мамонтовы кладбища». О причинах возникновения мамонтовых кладбищ было высказано немало предположений. Наиболее вероятно, что они формировались (как и большинство ориктоценозов с массовыми скоплениями остатков наземных животных) в результате сноса течением рек (особенно во время весенних половодий или летних разливов; в паводки всегда погибает много животных) в разного рода естественные отстойники (заводи, омуты, старицы, устья оврагов и т. п.) и их накопления там в течение многих лет.

Вместе с мамонтами обитали и шерстистые носороги (Coelodonta), покрытые густой коричневой шерстью. Облик этих двурогих носорогов, так же как и мамонтов и других животных мамонтовой фауны, был запечатлен людьми каменного века — кроманьонцами в их рисунках на стенах пещер. На основании археологических данных можно с уверенностью утверждать, что древние люди охотились на самых различных животных, входивших в состав мамонтовой фауны, в том числе и на самых крупных и опасных — шерстистых носорогов и самих мамонтов (а в Америке на еще сохранившихся там мастодонтов и мегатериев). В связи с этим высказывались предположения, что человек мог сыграть определенную роль (по мнению некоторых авторов, даже решающую) в вымирании многих плейстоценовых животных. Однако в целом это представляется маловероятным, если учесть очень ограниченные возможности людей каменного века в их воздействии на природу, их малочисленность, а также охотничью практику современных племен, развитие культуры которых по тем или другим причинам задержалось на уровне неолита (австралийские аборигены, американские индейцы, некоторые африканские племена).

---

[1] Чучело березовского мамонта смонтировано в Зоологическом музее АН СССР в Ленинграде в том самом положении, в котором был обнаружен (в полусидячей позе — видимо, зверь погиб, провалившись в трещину ледника).

Охота для этих племен является нередко важнейшим средством к существованию, но, как правило, животных не убивают без надобности, с избытком по отношению к потребностям; охота на крупных животных остается рискованным и опасным занятием и практикуется не часто. Африканские слоны, носороги и многочисленные крупные копытные, так же как и австралийские сумчатые процветали и были чрезвычайно многочисленны до прихода европейцев с огнестрельным оружием. Иначе дело могло обстоять на островах с ограниченными территориями и численностью популяций животных, которые к тому же благодаря отсутствию хищников зачастую утрачивали приспособления для защиты или бегства. Поэтому преследование со стороны человека могло сыграть роковую роль, например, в судьбе новозеландских нелетающих птиц моа.

Вымирание мамонтовой фауны отчетливо коррелирует с концом последнего оледенения 10—12 тыс. лет назад. Потепление климата и таяние ледников резко изменили природную обстановку в прежнем поясе приледниковой тундростепи; значительно возросла влажность воздуха и усилилось выпадение осадков; как следствие, на больших территориях развилась заболоченность, зимой увеличилась высота снежного покрова. Животные мамонтовой фауны, хорошо защищенные от сухого холода и способные добывать себе пищу на просторах тундростепи в малоснежные зимы ледниковой эпохи, оказались в крайне неблагоприятной для них экологической обстановке. Обилие снега зимой сделало невозможным добывание пищи в достаточном количестве. Летом же высокая влажность и заболачивание почвы, крайне неблагоприятные и сами по себе, сопровождались колоссальным возрастанием численности кровососущих насекомых (гнуса, столь обильного в современной тундре), укусы которых изнуряли животных, не давая им спокойно кормиться (как это происходит и ныне с северными оленями). Таким образом, мамонтовая фауна оказалась за очень короткий срок (таяние ледников происходило очень быстро, см. выше) перед лицом резких изменений среды обитания, к которым большинство составлявших ее видов не сумело столь быстро приспособиться, и она как целое прекратила существование (Н. К. Верещагин, 1977).

Из числа крупных млекопитающих этой фауны сохранились до наших дней северные олени (Rangifer), обладающие большой подвижностью и способные совершать дальние миграции: летом в тундру к морю, где меньше гнуса, а на зиму на ягельные пастбища в лесотундру и тайгу. В относительно малоснежных местообитаниях на севере Гренландии и на некоторых островах Канадского Арктического архипелага сохранились овцебыки (Ovibos). Приспособились к новым условиям некоторые мелкие животные из состава мамонтовой фауны (лемминги, песцы). Но большинство видов млекопитающих этой удивительной фауны вымерли к началу голоценовой эпохи [1].

---

[1] Более подробно см.: Верещагин Н. К. Гибель мамонтовой фауны в плейстоцене.— Природа, 1977, № 9, с. 90—95.

В конце плейстоцена произошло еще одно значительное изменение фауны, правда, ограниченное масштабами Америки, но остающееся до сих пор загадочным. В Северной и Южной Америке вымерло подавляющее большинство крупных животных, столь обильных там прежде: и представители мамонтовой фауны, и обитавшие в более южных районах, где не было никакого оледенения, мастодонты и слоны, все лошади и большинство верблюдов, мегатерии и глиптодонты. Видимо, еще в плиоцене исчезли носороги. Из крупных млекопитающих сохранились лишь олени и бизоны в Северной Америке и ламы и тапиры в Южной. Это тем более удивительно, что Северная Америка была родиной и центром эволюции лошадей и верблюдов, сохранившихся до нашего времени в Старом Свете.

Нет никаких признаков значительных изменений условий существования в конце плейстоцена на большей части территории Америки, не подвергавшейся оледенению. Более того, после появления в Америке европейцев, некоторые из завезенных ими лошадей оказались на воле, одичали и дали начало мустангам, быстро размножившимся в североамериканских прериях и южноамериканской пампе, условия которых оказались вполне благоприятными для этих животных. Индейские племена, жившие охотой, не оказывали отрицательного влияния на численность огромных стад бизонов (и мустангов после их появления в Америке). Как мы уже указывали, человек на уровне культуры каменного века едва ли мог сыграть решающую роль в вымирании многочисленных видов крупных плейстоценовых животных (за исключением, может быть, медлительных и малосообразительных мегатериев) на обширных территориях Северной и Южной Америки.

После завершения последнего оледенения 10—12 тыс. лет назад Земля вступила в голоценовую эпоху четвертичного периода, в течение которой установился современный облик фауны и флоры. Условия жизни на Земле ныне значительно более суровы, чем на протяжении мезозоя, палеогена и большей части неогена. И богатство и разнообразие мира организмов в наше время, судя по всему, существенно ниже, чем за многие прошлые эпохи.

В голоцене все бо́льшую возможность воздействия на среду обитания приобретает человек. В наше время с развитием технической цивилизации деятельность людей стала поистине важнейшим глобальным фактором, активно изменяющим биосферу.

В связи с формированием человека современного вида (Homo sapiens) и развитием человеческого общества в течение четвертичного периода А. П. Павлов (1922) предложил назвать этот период кайнозойской эры антропогеном. Обратимся же теперь к эволюции самого человека.

ГЛАВА 6. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ПРИМАТОВ

ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКООБРАЗНЫХ ПРИМАТОВ

ЭВОЛЮЦИЯ РОДА HOMO

Человек относится к отряду приматов (Primates), и эволюционная история человека есть часть филогенеза этой группы. Поэтому рассказ о происхождении человека целесообразно начать с анализа общих признаков приматов, среди которых можно найти и предпосылки для развития особенностей строения, физиологии и поведения человека.

Приматов можно кратко охарактеризовать как группу лесных теплолюбивых плацентарных млекопитающих, приспособившихся к лазающему, древесному образу жизни, сохранив достаточно примитивную основу организации. Архаические черты в строении приматов проявляются в сохранении ими пятипалой конечности, опирающейся при ходьбе на всю ступню (а не на пальцы или на их концевые фаланги, как у быстро бегающих хищников и копытных), в сохранении ключиц (которые утрачиваются при совершенствовании бега у названных групп), в отсутствии специализации питания (большинство приматов всеядны и питаются как растительной, так и животной пищей) и т. д. Сохранение некоторых примитивных признаков и отсутствие специализации различных органов к какой-то одной (хотя и весьма совершенно выполняемой) функции обеспечивают высокую эволюционную пластичность приматов, проявивших в ходе филогенеза способность адаптироваться к самым различным условиям существования и способам использования природных ресурсов.

Важнейшие особенности приматов связаны с развитием приспособлений к древесной, лазающей жизни. Прежде всего это совершен-

ствование хватательной способности конечностей, сопровождавшееся приобретением возможности вращения кисти и предплечья вокруг их продольной оси (способность к пронации и супинации кисти, с поворотом ладони вниз и вверх), а также развитие противопоставления больших пальцев всем остальным, облегчавшего хватание. Эти приспособления значительно увеличили общую манипулятивную способность конечностей, т. е. способность различным образом действовать с удерживаемым пальцами предметом.

Лазание по веткам требует хорошо развитого осязания (для исследования поверхности опоры), в связи с чем на концевых фалангах пальцев усиленно развиваются мясистые пальцевые подушечки, кожа которых богата осязательными тельцами и нервными окончаниями; поэтому когти преобразуются в ногти с плоской и тонкой когтевой пластинкой, защищающей конец пальца сверху.

Но самую важную роль среди органов чувств при лазании приобретают глаза, поскольку прыжки с ветки на ветку требуют возможности объемного (стереоскопического) зрения, с точной оценкой расстояний и надежности опоры. Развитие стереоскопического зрения достигается перемещением глаз на переднюю (лицевую) поверхность головы, их сближением и все бо́льшим перекрыванием полей зрения (что, собственно, и создает бинокулярный эффект: предмет рассматривается двумя глазами с разных сторон, и восприятие обоих глаз суммируется в центральной нервной системе).

С другой стороны, при жизни на деревьях падает роль обоняния. Соответственно, орган обоняния у приматов подвергается некоторой редукции.

Чрезвычайно важные изменения, связанные с адаптацией к лазанию, произошли в центральной нервной системе. Дело в том, что передвижение по веткам представляет собой один из наиболее сложных способов локомоции, требующий непрерывной точной оценки расстояний и качества опоры и соответствующей коррекции движений. На деревьях каждый шаг и прыжок представляют собой, по удачному определению Я. Я. Рогинского, «отдельный творческий акт». Все это требует высокого совершенства центральной нервной системы как в анализе непрерывно меняющейся обстановки, так и в осуществлении тонкого мышечного контроля разнообразнейших оттенков движений и положений конечностей и тела. Результатом совершенствования всех указанных функций явилось прогрессивное развитие головного мозга, особенно коры больших полушарий, в которой в ходе филогенеза приматов формируется сложная система борозд и извилин (у низших приматов кора имеет гладкую поверхность) [1], а также мозжечка. Увеличение размеров головного мозга сказывалось на пропорциях черепа, в котором относительно увеличивалась мозговая коробка и уменьшался челюстной отдел.

[1] Независимо от приматов борозды и извилины на поверхности больших полушарий головного мозга возникли также у хищников, китообразных и копытных.

Кочевая жизнь на деревьях, которую ведет большинство обезьян, не позволяет самкам иметь одновременно много детенышей, которые, цепляясь за шерсть матери, сковывают ее движения. Отсюда характерная для приматов тенденция к уменьшению числа детенышей до 1—2 на самку за одну беременность. Малочисленность потомства требует более совершенного ухода за ним, поэтому у обезьян должны были развиться сложные формы родительского поведения, обеспечивающие длительный уход за детенышами и защиту их родителями. Результатом уменьшения числа детенышей была и редукция числа млечных желез до единственной (грудной) пары.

Еще одной чрезвычайно важной характеристикой приматов является их общественный (стайный) образ жизни. Эффективная организация жизни стаи требовала развития особых (социальных) форм поведения. Наиболее жизнеспособными оказывались те стаи, в которых наследственно закреплялись такие формы поведения, которые обеспечивали снижение взаимной агрессивности особей и помощь более слабым животным в своей стае. В стаях формировалась так называемая социальная иерархия, т. е. происходило выделение разных категорий особей (доминантов — вожаков, животных второго ранга — субдоминантов и других уровней иерархии), что отвечало задаче оптимального разделения функций в организации жизни стаи (совместного целенаправленного движения по охотничьим угодьям, сведе́ния к минимуму конфликтов между разными особями, преодоления различных критических ситуаций). Усложнение поведения в результате общественной жизни требовало, с одной стороны, дальнейшего совершенствования головного мозга, с другой — развития системы сигналов, которая позволила бы передавать необходимую информацию между разными особями стаи.

РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ПРИМАТОВ

Приматы возникли от примитивных насекомоядных млекопитающих (Insectivora), отдельные группы которых перешли к лазающей, древесной жизни. К основанию эволюционного ствола приматов, возможно, близки древесные землеройки — тупайи (Tupaiidae), обитающие ныне во влажных тропических лесах Южной и Юго-Восточной Азии и прилежащих островов. Среди зоологов-систематиков до сих пор нет единства мнений в вопросе о положении тупайид в системе млекопитающих. Одни авторы рассматривают их как семейство отряда насекомоядных, другие помещают их среди приматов.

Эволюционная ветвь насекомоядных, ведущая к приматам, обособилась, вероятно, еще до конца мезозоя. Из верхнемеловых отложений известны ископаемые остатки животных, которых ряд палеонтологов рассматривает уже в качестве примитивных приматов. Это были пургатории (Purgatorius) — мелкие зверьки с признаками приспособлений к лазающей, древесной жизни, вероятно, имевшие ночную активность (как и другие мезозойские млекопитающие) и питавшиеся насекомыми и фруктами.

Из самых нижних горизонтов палеоцена известны остатки лемуров (Lemuroidea) — наиболее примитивной группы среди современных приматов. Лемуры ныне обитают в тропических лесах Мадагаскара, Африки и Южной Азии. Они ведут сумеречный и ночной древесный образ жизни. Это небольшие животные (в среднем достигающие размеров кошки) с длинным хвостом, пушистым мехом и удлиненной мордочкой. Глаза у лемуров обращены еще не прямо вперед, как у более высокоразвитых приматов, а несколько косо вперед и вбок. У лемуров сохраняется довольно хорошо развитое обоняние. Этих симпатичных зверьков иногда называют полуобезьянами, подчеркивая, что они еще не приобрели всего комплекса признаков, характерного для высших приматов, и занимают по уровню организации промежуточное положение между последними и древесными землеройками.

От каких-то примитивных лемуров примерно в середине палеогена возникли настоящие обезьяны — антропоиды (Anthropoidea). Вероятно, их обособление от лемуров было связано с переходом к дневной активности, сопровождавшимся усилением роли зрения, увеличением размеров и совершенствованием строения головного мозга, развитием стайного образа жизни и связанных с ним социальных форм поведения.

По мнению ряда антропологов, от общего корня с антропоидами произошли тарзиевые, или долгопяты (Tarsioidea),— своеобразная обособленная группа ночных насекомоядных приматов, в организации которых причудливо сочетаются примитивные и специализированные черты.

Древнейшие остатки антропоидов известны из нижнеолигоценовых отложений Египта. Однако антропоиды возникли, вероятно, еще раньше (может быть, в конце эоцена), поскольку в раннем олигоцене существовали уже достаточно разнообразные их представители. Наиболее примитивным среди них был парапитек (Parapithecus), близкий по уровню организации к низшим мартышкообразным обезьянам (Cercopithecidae) и, возможно, принадлежавший к группе, которая являлась предковой для более высокоразвитых антропоидов.

До сих пор остается нерешенной проблема происхождения широконосых обезьян (Platyrrhini) Нового Света, сохранивших в целом более примитивное строение, чем современные обезьяны Ста́рого Света, объединяемые в группу узконосых (Catarrhini). Названия «широконосые» и «узконосые» связаны с характерными различиями представителей этих двух групп по ширине носовой перегородки между наружными отверстиями ноздрей. Выше мы уже упоминали, что широконосые обезьяны могли проникнуть в Южную Америку уже после ее обособления от Северной (в олигоцене). Древнейшие остатки обезьян в Южной Америке известны из миоценовых отложений. Однако, согласно другой гипотезе, предковый ствол широконосых обезьян мог обособиться от основного ствола антропоидов еще в эоцене, вместе с изоляцией Южной Америки, и дальнейшая эволюция широконосых и узконосых обезьян шла независимо и параллельно.

Из нижнеолигоценовых отложений Египта известны, кроме парапитеков, ископаемые остатки более высокоразвитых обезьян, названных проплиопитеками (Propliopithecus). Проплиопитек, судя по особенностям строения его нижней челюсти и зубов, мог быть предком гиббонов (Hylobatidae), которых многие авторы рассматривают уже как низших представителей человекообразных (антропоморфных) приматов (Hominoidea, или Anthropomorpha). Помимо гиббонов, к антропоморфным приматам в качестве отдельных семейств относят высших человекообразных обезьян (Pongidae, или Simiidae), к которым принадлежат современные шимпанзе (Pan), гориллы (Gorilla) и орангутаны (Pongo), и людей (Hominidae).

Антропоморфным приматам присущи наиболее крупные (в пределах отряда) размеры тела (самцы гориллы при росте около 180 см достигают массы 200 кг) и характерные пропорции: относительно короткое туловище и длинные конечности. У человекообразных обезьян передние конечности заметно длиннее задних. Вероятно, пропорции тела и полувыпрямленная осанка антропоморфов сложились в связи с особыми формами передвижения этих крупных обезьян по деревьям, которые получили названия «круриация» и «брахиация». При круриации обезьяна идет на задних конечностях по нижним толстым ветвям деревьев в вертикальном или близком к нему положении, охватывая стопами опорную ветвь и поддерживаясь передними конечностями за верхние ветви. Брахиация представляет собой более специализированную форму передвижения; это своего рода быстрый «полет» под кронами деревьев с перехватыванием руками за ветви и свисающие лианы (подобно прыжкам гимнастов на трапеции). Брахиация особенно характерна для гиббонов, но в какой-то мере (как вспомогательный способ локомоции) могла использоваться и общими предками всех антропоморфов (Я. Я. Рогинский, 1969). Во всяком случае, использование круриации и в некоторой степени брахиации древнейшими антропоморфами позволяет объяснить многие характерные особенности их строения [1].

Антропоморфы обладают наиболее сложными формами поведения (в том числе социального) среди всех приматов, чрезвычайно высокой способностью к разнообразным манипуляциям с предметами, вплоть до изготовления примитивных орудий, т. е. предварительной обработки какого-либо объекта, которая делает его пригодным для осуществления заранее задуманного действия (например, обработка ветви руками и зубами для последующего добывания с ее помощью плода). Однако человекообразные обезьяны не обнаруживают способности к настоящей трудовой деятельности, принципиальной особенностью которой является изготовление орудий не с помощью естественных органов, а посредством других предметов, которые используются как искусственные средства обработки (В. П. Якимов, 1965). С другой стороны, человекообразные обезьяны весьма способны к научению: наблюдения ряда этологов за пове-

---

[1] Подробнее см.: Рогинский Я. Я. Проблемы антропогенеза. М., 1977.

дением этих животных в природе показали, что в стаях шимпанзе имеет место своего рода передача опыта между разными обезьянами (путем наблюдения и перенимания операций, «изобретенных» более старыми и опытными животными). Однако даже у высших обезьян, в отличие от человека, не обнаружено способности к продолжительной концентрации внимания, требующей подавления посторонних, отвлекающих впечатлений и необходимой для перехода к настоящей трудовой деятельности (В. В. Бунак, 1975).

Предпосылками для развития сложных форм поведения у антропоморфов было увеличение размеров головного мозга, достигающего у шимпанзе среднего объема 405 см^3, а у горилл — 498 см^3, и совершенствования его структуры. Соответственно, мозговая коробка получила в их черепе еще большее относительное преобладание над челюстным отделом (рис. 73).

ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКООБРАЗНЫХ ПРИМАТОВ

Расхождение филогенетических стволов, ведущих к двум семействам антропоморфов, т. е. человекообразным обезьянам (понгидам) и людям (гоминидам), произошло, возможно, уже в миоцене (по разным оценкам, от 15 до 25 млн. лет назад). Из верхнемиоценовых отложений Европы известны ископаемые остатки обезьян дриопитеков (Dryopithecus), которые по основным особенностям строения и размерам тела напоминали современных шимпанзе. Многие антропологи рассматривают дриопитеков как возможных непосредственных предков всех высших антропоморфов, т. е. понгид и гоминид.



Рис. 73. Черепа антропоморфных приматов:

а — шимпанзе; б — австралопитек (по Р. Дарту и Р. Бруму); в — питекантроп яванский (по Мак-Грегори); г — синантроп (по Вейнерту); д — неандерталец (по Мак-Грегори); е — кроманьонец (по Мак-Грегори).

В неогене антропоморфные приматы достигли высшего расцвета. Их ископаемые остатки широко представлены в местонахождениях гиппарионовой фауны. Это говорит о связи миоплиоценовых антропоморфов с характерными для этой фауны открытыми ландшафтами (тогда как большинство приматов, и особенно низшие их представители, являются обитателями тропических лесов, столь обильных в палеогене). Вероятно, древнейшие человекообразные обезьяны обитали в разреженных лесах на границах лесных массивов и лесостепей. В этих пограничных местообитаниях и могла произойти дивергенция понгид и гоминид: первые остались лесными обитателями, предки же вторых перешли к освоению все более открытых ландшафтов (В. П. Якимов, 1974, Г. фон-Кенигсвальд, 1976). Предпосылки для этого заключались, во-первых, в переходе к наземности; во-вторых, во все большем использовании различных орудий для защиты и нападения и, соответственно, в освобождении рук от участия в передвижении; в-третьих, в необходимом совершенствовании двуногой (бипедальной) локомоции. Использование орудий (грубо обработанных камней и костей животных) вместе с высокоразвитым социальным поведением позволили древним гоминидам, не имевшим ни острых клыков, ни крепких когтей, ни мощной мускулатуры (сравнимой, например, с таковой горилл), не только обороняться от нападений крупных хищников, но и сделать обычным добывание животной пищи (лишь эпизодически употребляемой шимпанзе).

В качестве наиболее древнего и примитивного представителя эволюционной линии гоминид многие антропологи рассматривают рамапитека (Ramapithecus), ископаемые остатки которого были обнаружены в верхнемиоценовых отложениях Индии, абсолютный возраст которых определен в 12 млн. лет, а также в близких по времени возникновения отложениях в Кении и Венгрии (Р. Лики, 1976).

К сожалению, пока еще нет палеонтологических данных о ближайших последующих этапах филогенеза гоминид. Зато большое количество ископаемых остатков высших антропоморфов известно начиная с верхнеплиоценовых отложений, имеющих возраст от 3,5 млн. лет и моложе. Эти остатки принадлежат различным формам африканских австралопитеков (Australopithecinae): австралопитека (Australopithecus), парантропа (Paranthropus), плезиантропа (Plesianthropus), зинджантропа (Zindjanthropus). Впервые остатки австралопитеков были обнаружены в Южной Африке в 1924 г. С тех пор эти антропоморфы остаются в центре внимания антропологов и являются предметом оживленной дискуссии.

Австралопитеки (рис. 74), обитавшие в Южной и Восточной Африке во второй половине плиоцена и начале плейстоцена (от 3,5, а по некоторым данным от 5 млн. лет до 1 млн. лет назад), во многих отношениях были гораздо ближе к людям, чем любые человекообразные обезьяны. Судя по строению их таза и скелета задних конечностей, австралопитеки постоянно использовали двуногое передвижение (хотя их бипедальность была значительно менее совершенной, чем у современных людей). Пропорции их черепа (рис. 73) и особенности

зубной системы также ближе к соответствующим показателям гоминид, чем понгид. Средний объем мозговой коробки австралопитеков, однако, оставался близким к таковому человекообразных обезьян (522 см^3, достигая в отдельных случаях 650 см^3).

Вероятно, австралопитеки достаточно часто использовали мясную пищу, охотясь на различных животных с помощью камней и тяжелых костей крупных копытных (Р. Дарт, 1961).

Размеры тела этих существ были сравнительно невелики. По расчетам, длина их тела составляла 133—154 см при средней массе 36 — 55 кг. Средняя продолжительность жизни австралопитеков оценивается А. Манном (1976) в 17—22 года; по мнению этого автора, в жизни сообществ австралопитеков большую роль играла передача опыта от одного поколения другому, что требовало достаточно длительного периода обучения детей.



Рис. 74. Австралопитек (по реконструкции З. Буриана).

Следует ли считать австралопитеков примитивными людьми или все же лишь высокоразвитыми человекообразными обезьянами (и, соответственно, рассматривать их в составе понгид или гоминид)? Ведь объем их мозга и ряд особенностей строения оставались гораздо более близкими к состоянию понгид, чем гоминид. Дискутируется в современной антропологии и другой вопрос: были ли австралопитеки прямыми предками людей или представляли слепую боковую ветвь, развивавшуюся параллельно ветви настоящих гоминид? Мнения антропологов по этим вопросам ныне остаются еще очень различными. Некоторые ученые предлагают рассматривать австралопитеков как подсемейство в пределах семейства понгид; другие — как подсемейство в составе гоминид (таких работ большинство); третьи — как особое независимое семейство среди антропоморфных приматов [1].

Дискуссия особенно обострилась после ряда замечательных палеонтологических находок, сделанных начиная с 1959 г. английским антропологом Луисом Лики, его сыном Ричардом Лики и рядом

[1] Подробный анализ различных точек зрения по вопросам, связанным с положением австралопитеков в филогенезе и системе приматов, можно найти в книге Я. Я. Рогинского «Проблемы антропогенеза» (М., 1977).

других ученых в Восточной Африке, особенно в ущелье Олдовай (северная часть Танзании) и на восточном побережье озера Рудольф. Здесь в отложениях с возрастом 1—1,8 млн. лет были обнаружены ископаемые остатки высокоразвитого австралопитека — зинджантропа, а также другого антропоморфного примата, которому Л. Лики, П. Тобайас и Дж. Нэйпир (1964) дали название «человек умелый» (Homo habilis), противопоставив его австралопитекам в качестве представителя настоящих людей (род Homo). Основаниями для этого были некоторые прогрессивные черты в строении скелета конечностей и несколько больший объем мозговой коробки (680—700 см³), чем у типичных австралопитеков. Вместе со скелетными остатками зинджантропа и человека умелого были найдены и примитивные каменные орудия, сделанные из грубо обколотых ударами галек кварца, кварцита, лавы (так называемая олдовайская галечная культура), а также кости животных, часть из которых была расколота древними людьми (вероятно, для добывания костного мозга). По мнению Р. Лики, эти орудия принадлежали не зинджантропу, а примату, названному им человек умелый. Лики рассматривал австралопитеков как слепую боковую ветвь эволюции, представители которой сохранили более примитивное строение, чем современные им древнейшие гоминиды (Homo habilis).

Однако с принадлежностью человека умелого к роду Homo многие антропологи не согласны, указывая на морфологическую близость первого к прогрессивным австралопитековым и рассматривая его как одного из их представителей [1]. Пока нет серьезных оснований «отлучать» австралопитеков от орудий галечной культуры.

Тем временем сенсационные антропологические открытия в Восточной Африке продолжались. В 1975 г. на восточном берегу озера Рудольф Р. Лики и А. Вокер обнаружили остатки австралопитеков совместно с таковыми еще более высокоразвитого, чем человек умелый, примата, емкость мозговой коробки которого составляла 800—900 см³. В отношении этого примата уже не могло быть сомнений в его принадлежности к роду Homo.

Судя по этим данным, типичные плейстоценовые австралопитеки действительно существовали одновременно с более прогрессивными гоминидами и поэтому не могут рассматриваться как предки последних. Однако остается вполне вероятным общее происхождение всех плейстоценовых гоминид (включая австралопитеков) от каких-то позднеплиоценовых предков, которыми вполне могли быть более ранние австралопитековые, пока еще мало известные. Во всяком случае, в морфологическом отношении австралопитеки занимают промежуточное положение между высшими гоминидами и человекообразными обезьянами (понгидами) и дают представление о первом важном этапе на пути гоминизации.

[1] В связи с этим отметим, что некоторые ученые (Д. Робинсон, 1965; Э. Майр, 1963, 1976) считают возможным объединить всех плейстоценовых и голоценовых гоминид, включая австралопитеков, в один род Homo (Робинсон, правда, исключает из него парантропов).

Что же касается вопроса, рассматривать ли австралопитеков как высших человекообразных обезьян или как наиболее примитивных людей, очевидно, решить его удалось бы при наличии четких критериев, определяющих принадлежность к людям. В качестве таковых указывались: постоянное использование двуногого передвижения, выпрямленное положение тела, увеличение первого пальца руки со сложной дифференциацией его мышц, увеличение головного мозга и относительных размеров больших полушарий, некоторые особенности зубной системы. По одним из этих показателей австралопитеки ближе к людям, по другим — к человекообразным обезьянам, занимая в целом промежуточное положение между теми и другими. М. И. Урысон (1965), отметив отсутствие морфологических критериев, с помощью которых можно было бы однозначно определить принадлежность ископаемых скелетных остатков к людям или к высокоразвитым обезьянам, подчеркнул, что важнейшим показателем в этом плане являются найденные вместе со скелетными остатками орудия труда. Судя по их систематическому использованию австралопитеками, последних целесообразнее рассматривать как древнейших людей. Альтернативную точку зрения обосновал А. А. Зубов (1964), который считает, что критерием должна служить не сама по себе трудовая деятельность, а тот «отпечаток», который она накладывает на морфологический облик гоминид, т. е. результат приспособления к трудовой деятельности различных органов (прежде всего головного мозга и передних конечностей).

Очевидно, переход к изготовлению орудий произошел на анатомической основе, характерной для австралопитеков и еще очень близкой к таковой высших человекообразных обезьян. Вероятно, на этом этапе гоминизации главную роль сыграло не столько увеличение объема мозга (размеры которого близки у австралопитеков и понгид), сколько изменение качества его работы, связанное со значительным возрастанием числа межнейронных связей и обусловившее существенные перестройки поведения (в частности, широкое использование орудийной деятельности).

Трудовая деятельность стала важнейшим фактором дальнейшей эволюции человека [1]. Поскольку использование орудий при высокоразвитой социальности (начинавшей формироваться еще у низших антропоидов) давало человеку огромные преимущества и позволяло осваивать новые местообитания и новые природные ресурсы, естественный отбор благоприятствовал таким изменениям организации древних людей, которые позволяли совершенствовать трудовую деятельность и социальное поведение. Это были в первую очередь прогрессивные изменения структуры и массы головного мозга, а также мускулатуры и скелета передних конечностей, с развитием механизмов тонкой нервной координации движений. Далее, отбор благоприят-

[1] Как известно, на роль трудовой деятельности в происхождении и эволюции человека впервые указал Ф. Энгельс в работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека».

ствовал развитию у людей таких форм поведения, которые облегчали их общение в процессе трудовой деятельности, в организации совместной охоты или защиты от нападений хищников. В связи с этим должны были совершенствоваться способы обмена информацией, в частности система звуковой сигнализации, развитие которой привело к формированию членораздельной речи, а на ее основе — второй сигнальной системы, сыгравшей столь огромную роль в формировании человеческого интеллекта и культуры.

Как подчеркнул Я. Я. Рогинский (1974), сообщества древних людей подвергались групповому отбору, благоприятствовавшему сохранению тех коллективов, в которых преобладали более развитые в социальном отношении индивиды. Это выражалось в совершенствовании тормозных механизмов мозга (позволявших снизить взаимную агрессивность), а также в развитии свойств, способствовавших обогащению знаний на основе своего и чужого опыта.

Важнейшей чертой человеческого общества является наличие некоторого фонда социальной или культурной информации, биологически ненаследуемой и передающейся от поколения к поколению посредством обучения (а на гораздо более поздних этапах развития общества кодируемой письменно) и в форме созданных предыдущими поколениями орудий труда и других материальных и культурных ценностей. Рост и развитие этого социального фонда (или фонда материальной культуры) постепенно уменьшают зависимость человеческого общества от природы. Это не могло не привести к существенным изменениям самого характера эволюционных преобразований человека. Для любой конкретной человеческой популяции фонд материальной культуры, накопленный предшествовавшими поколениями, оказывается, в сущности, важнейшей частью среды ее обитания. Естественный отбор должен был приспосабливать человеческие коллективы к этой их специфической среде (отбор в пользу индивидов, более способных к обучению и трудовой деятельности, и групповой отбор в пользу коллективов, в которых преобладали индивиды с более развитым социальным поведением). Зато снижалось давление отбора на совершенствование индивидуальных приспособлений, повышавших устойчивость отдельных особей к неблагоприятным факторам среды (поскольку фонд материальной культуры, социальная организация и трудовая деятельность опосредовали влияние неблагоприятных факторов внешней среды, играя в этом аспекте защитную роль).

С другой стороны, развитие человеческого общества все в большей степени начинает регулироваться специфическими социальными закономерностями, которые сложным образом взаимодействовали с биологическими.

В полной мере указанная специфика эволюции человека стала проявляться лишь на более поздних стадиях его филогенеза, особенно после появления человека современного вида — Homo sapiens.

ЭВОЛЮЦИЯ РОДА HOMO

Филогенетическую историю гоминид, в ходе которой постепенно формировались особенности современного человека, разделяют на ряд последовательных стадий: 1) «предшественники людей», или протоантропы; 2) архантропы; 3) палеоантропы; 4) неоантропы.

Протоантропы были представлены австралопитеками, существовавшими в позднем плиоцене и плейстоцене (5,5—1,0 млн. лет назад, но, возможно, возникли еще раньше). Австралопитеки создали костяную и галечную олдовайскую культуру. Наиболее существенными морфологическими преобразованиями на данном этапе гоминизации были таковые в скелете и мускулатуре задних конечностей. Эти изменения были связаны с переходом к постоянной бипедальной локомоции (Е. Н. Хрисанфова, 1967). Данная стадия антропогенеза была рассмотрена нами в предыдущем разделе.

Архантропы известны по многочисленным находкам в самых различных уголках Старого Света. Первая из этих находок была сделана еще в 1891 г. Е. Дюбуа, обнаружившим на острове Ява ископаемые остатки существа, получившего название питекантроп или обезьяночеловек. Первоначально разные архантропы рассматривались как представители разных родов: питекантропы с Явы, синантропы из ряда местонахождений на территории Китая, гейдельбергский человек в Европе, атлантропы в Северной Африке и др. Ныне большинство исследователей считают всех архантропов принадлежащими к одному виду Homo erectus (человек выпрямленный), в пределах которого выделяют до 9 подвидовых форм. До недавнего времени считали, что архантропы существовали на Земле в среднем плейстоцене, со времени гюнцского и до миндельского оледенения (т. е. 700 000—300 000 лет назад), однако новые данные (например, упомянутые выше находки, сделанные Р. Лики на восточном берегу озера Рудольф) и уточнение датировок расширяют время существования архантропов до огромного диапазона (2,6—0,2 млн. лет назад). В течение столь длительного времени архантропы не оставались неизменными. На этой стадии антропогенеза были сделаны важные шаги по пути морфофизиологического прогресса. Так, емкость мозговой коробки у древнейших архантропов (например, лантьянский синантроп, существовавший около 700 000 лет назад, или еще более древний питекантроп с берегов озера Рудольф) составляла 750—800 см^3, тогда как у более поздних (синантропы из пещеры Чжоукоудянь, существовавшие около 300 000 лет назад) достигала 1225 см^3.

Однако все архантропы сохраняли целый ряд очень примитивных (для человека) признаков. Бросаются в глаза такие особенности их черепа (рис. 73), как крайне покатый лоб, переходящий в низкий черепной свод; над глазницами нависал сильно выступающий надглазничный валик, позади которого череп был сильно сжат поперечно (заглазничное сужение). Челюсти еще сильно выступали вперед, а подбородочного выступа не было.

Общий облик архантропов (рис. 75) был уже, несомненно, чело-



Рис. 75. Синантроп (по реконструкции М. М. Герасимова).

вечеcкий, хотя телосложение оставалось очень грубым, а походка на двух ногах была более неуклюжей, чем у современных людей.

Архантропы питались и мясной и растительной пищей (хотя первая в их рационе, вероятно, преобладала). Вместе с остатками некоторых архантропов были обнаружены каменные и костяные орудия, более совершенные, чем олдовайская культура, но в целом еще очень примитивные (шелльская и раннеашельская культура раннего палеолита). В пещере Чжоукоудянь (в 60 км к югу от Пекина) вместе с многочисленными ископаемыми остатками синантропов были обнаружены каменные и костяные орудия и — самое замечательное — следы костров. Многие найденные здесь же кости животных имели следы обжига. Использование огня для обогревания пещер, служивших жилищем, и для обработки пищи, несомненно, было важным шагом вперед, свидетельствующим о достаточно высоких познавательных и манипулятивных возможностях архантропов. Продолжительность жизни этих древних людей была небольшой; немногие из них доживали до 30—32 лет.

Следующая стадия в эволюции гоминид, *палеоантропы*, представлена так называемыми неандертальцами (Homo neanderthalensis), видовое название которых связано с первой находкой ископаемых остатков этих людей в долине Неандерталь вблизи Дюссельдорфа. Неандертальцы, как и архантропы, были распространены практически по всей территории Старого Света и очень разнообразны. Они появились на Земле примерно 300 000 лет назад (во время миндель-рисского межледниковья) и просуществовали до первой половины вюрмского оледенения, т. е. примерно до 35 000 лет назад (И. К. Иванова, 1966).

Палеоантропы достигли огромного прогресса в увеличении массы головного мозга. Объем мозговой коробки мужчин-неандертальцев в среднем составлял около 1550 см^3, иногда доходил до 1600 см^3. Размеры головного мозга, достигнутые неандертальцами в ходе последующей эволюции, при достижении стадии неоантропов, людей современного вида, далее не увеличивались (хотя происходили определенные перестройки структуры мозга).

Несмотря на объемистую мозговую коробку, череп неандертальцев (рис. 73) сохранял еще многие примитивные особенности: покатый лоб, низкий свод, массивный лицевой скелет со сплошным надглазничным валиком, подбородочный выступ был почти не выражен, сохранялись крупные зубы. Пропорции тела палеоантропов (рис. 76) были в целом близки к таковым современного человека. По сравнению

с архантропами у палеоантропов усовершенствовалось строение кисти (Е. Н. Хрисанфова, 1967). Средний рост неадертальцев составлял 151—155 см.

Палеоантропами была создана культура среднего палеолита. Неандертальцы хоронили своих умерших с определенными погребальными обрядами, что позволяет предполагать наличие у них достаточно развитого абстрактного мышления (Арамбур, 1966).

Стадия *неоантропов* соответствует человеку современного вида (человек разумный — Homo sapiens). Древнейшие неоантропы, называемые кроманьонцами (по месту первой находки их ископаемых остатков в 1868 г. в гроте Кро-Маньон, на территории французской провинции Дордонь), известны начиная со времени среднего вюрмского оледенения в позднем плейстоцене (около 38 000 — 40 000 лет назад). Кроманьонцы (рис. 77) уже вполне соответствовали антропологическому типу современного человека, отличаясь лишь незначительными особенностями: несколько менее высокий свод черепа, сильнее развитая зубная система и др.

Средний объем черепномозговой полости у неоантропов составляет 1500 см^3, т. е., как мы уже подчеркивали, увеличение размеров головного мозга прекратилось после достижения стадии палеоантропов. Очевидно, этот объем мозга оказался достаточным для всего последующего усложнения высшей нервной деятельности человека, вплоть до наших дней. Более того, головной мозг современного человека, объем которого не превышает такового неандертальца, по данным физиологов, сохраняет огромные ресурсы нервных клеток, с возможностью возникновения еще



Рис. 76. Неандерталец (по реконструкции З. Буриана).



Рис. 77. Кроманьонец (по реконструкции М. М. Герасимова).

большего количества нервных связей, которые остаются неиспользованными в течение жизни индивида.

Основные морфологические преобразования, происшедшие в процессе формирования неоантропов, сводятся к некоторым структурным преобразованиям головного мозга, но главным образом к изменениям в строении черепа (рис. 73), особенно его лицевого отдела: относительное уменьшение челюстного аппарата, образование подбородочного выступа, редукция надглазничного валика и заглазничного сужения, увеличение высоты черепного свода и т. д.

Кроманьонцы были создателями культуры позднего палеолита, характеризующейся высоким совершенством обработки камня и кости. Именно кроманьонцы были творцами пещерных рисунков, запечатлевших животных мамонтовой фауны, а также древнейших скульптурных изображений и первых музыкальных инструментов. Можно на этом основании утверждать, что с неоантропами возникает искусство (Я. Я. Рогинский, 1969).

Подчеркнем еще раз, что каждая из рассмотренных выше стадий включала большое количество вариаций как в пространстве (в разных регионах), так и во времени. Характерные особенности следующей стадии не возникали внезапно и все сразу, но постепенно развивались у разных популяций, так сказать, «в недрах» предыдущей стадии антропогенеза (притом различные признаки, в соответствии с указанным выше правилом Осборна, изменялись своими темпами, и в разных популяциях возникали различные комбинации более прогрессивных и архаических особенностей).

Такая сложность общей картины антропогенеза при большом количестве палеонтологических и археологических данных и некотором перекрывании во времени каждой пары последовательных стадий (сосуществование поздних протоантропов с ранними архантропами, поздних архантропов и ранних палеоантропов и т. д.) создала предпосылки для выдвижения разных теорий эволюции человека.

Согласно теории пресапиенса, выдвинутой в 50-е годы нашего века Г. Хеберером, А. Валлуа, А. Тома и получившей некоторое распространение, архантропы и палеоантропы не были предками неоантропов; эти три вида рода Homo независимо друг от друга возникли в начале плейстоцена от протоантропов. Непосредственным предком неоантропа был так называемый пресапиенс, который никогда не обладал такими характерными чертами архантропов и палеоантропов, как надглазничный валик, покатый лоб и низкий черепной свод и т. п. Основные аргументы в пользу этой теории связаны с трудностями, возникающими при попытках вывести неоантропов из некоторых подвидов палеоантропов (в частности, из западноевропейских, так называемых классических неандертальцев), обладавших такими специфическими особенностями, как очень массивный лицевой скелет, сильно развитые лобные пазухи, массивность и «грубость» скелета в целом и др. В качестве пресапиенса предлагались ископаемые остатки различных гоминид, начиная с пресловутого пильтдаунского человека (позднее оказавшегося фальсификацией) и кончая

среднеплейстоценовыми черепами из грота Фонтешевад (Южная Франция) и Сванскомба (Южная Англия). Однако последующий анализ этих ископаемых остатков не подтвердил их принадлежности к пресапиенсу. Так, один из черепных фрагментов Фонтешевада принадлежал ребенку, а в детских черепах даже у низших антропоидов всегда сильнее выражены черты сапиентности (относительно большая мозговая коробка с куполообразным сводом, относительно слабо развитый лицевой отдел и надглазничный валик и т. п.[1]). У второго черепного фрагмента из Фонтешевада определить наличие или отсутствие надглазничного валика невозможно (Е. Тринкаус, 1973). У сванскомбского черепа лоб и лицевой отдел вообще не сохранились. В итоге концепция пресапиенса оказывается лишенной серьезных аргументов; при изобилии на всех континентах Старого Света остатков архантропов и палеоантропов пресапиенсы повсюду отсутствуют.

Гораздо более обоснованной выглядит теория последовательных стадий антропогенеза, разделяемая ныне большинством ученых, согласно которой эволюция гоминид происходила в направлении от протоантропов к архантропам, от архантропов к палеоантропам и от палеоантропов к неоантропам, с достижением па каждой новой стадии антропогенеза нового уровня гоминизации (и, соответственно, с созданием новой, более совершенной культуры). Перекрывание стадий можно объяснить либо формированием новой стадии в каком-то одном центре внутри ареала предшествовавшей и дальнейшим постепенным вытеснением представителей предковой, менее совершенной формы в других регионах, либо независимой параллельной эволюцией разных филетических линий гоминид, каждая из которых могла проходить соответствующие стадии своими темпами. Эти два альтернативных варианта прохождения последовательных стадий антропогенеза получили названия теорий моноцентризма и полицентризма.

Согласно представлениям моноцентризма, каждый новый вид рода Homo, соответствующий новой стадии антропогенеза, формировался в пределах какой-то определенной части ареала предкового вида и затем расселялся из этого центра, постепенно вытесняя предковую форму и отчасти гибридизируясь с ней. Так, в концепции широкого моноцентризма (Я. Я. Рогинский, 1949, 1964, 1968) прародиной неоантропа признается обширная территория, включавшая Переднюю Азию и, возможно, Юго-Восточную Европу. Основанием для этого является, с одной стороны, наличие ряда прогрессивных особенностей (слабо развитый подбородочный валик, более высокий лоб и др.) у неандертальцев, населявших указанные области, с другой стороны — уже упоминавшиеся трудности, возникающие при попытках вывести неоантропов от ряда периферических популяций палеоантропов, в частности от классических неандертальцев Запад-

[1] Это было одним из аргументов для обоснования Л. Больком (1919, 1926) роли фетализации, т. е. задержки онтогенеза различных структур на их эмбриональном состоянии, в процессе антропогенеза. Более подробные сведения можно найти в книге Н. Н. Иорданского «Основы теории эволюции» (М., 1979).

ной Европы благодаря наличию у них ряда специфических признаков (см. выше), которые трактуются как приспособления к жизни в суровых условиях приледниковой зоны.

Сторонники теории полицентризма (впервые обоснованной Ф. Вайденрайхом, 1939, 1943) обращают внимание на следующие факты:

1) широкое расселение представителей каждой стадии антропогенеза в Старом Свете и формирование их локальных форм (подвидов) в разных регионах Европы, Африки и Азии;

2) наличие у представителей древних локальных форм специфических особенностей строения, которые в некоторых случаях прослеживаются в данном регионе от стадии архантропа до неоантропа (так, уже у синантропов была выражена так называемая лопатообразная форма верхних резцов, характерная для представителей современной монголоидной расы);

3) частая встречаемость явлений параллельной эволюции, хорошо аргументированная фактами по филогенезу самых различных групп организмов;

4) по данным археологов, на всей территории Старого Света культура развивалась в целом равномерно и параллельно; при этом не наблюдалось резких и внезапных изменений культуры, которых следовало бы ожидать при вытеснении, например, классических неандертальцев кроманьонцами, вторгшимися в Западную Европу. Напротив, повсеместно мустьерская культура постепенно преобразуется в верхнепалеолитическую (Г. П. Григорьев, 1970).

На этих основаниях теория полицентризма считает более вероятной параллельную эволюцию нескольких филетических линий гоминид, с независимым приобретением особенностей последующих стадий, от архантропов до неоантропов на разных континентах Старого Света. Современные большие человеческие расы (европеоиды, негроиды, монголоиды и австралоиды) выводятся при этом от разных подвидов палеоантропов и даже архантропов.

В Новый Свет человек проник относительно недавно (около 25 000—30 000 лет назад) и, как предполагают, уже на стадии неоантропа.

Серьезным аргументом против крайнего понимания полицентризма (как длительной, полностью независимой и параллельной эволюции разных филетических линий) является биологическое единство современного человечества, несомненно, представляющего один биологический вид, в пределах которого происходило и происходит свободное скрещивание расовых группировок любого ранга. В этом отношении человек существенно отличается от большинства других видов организмов, у которых внутривидовая дифференциация с возникновением большего или меньшего числа подвидов обычно ведет к обособлению некоторых из них в качестве новых филетических линий, теряющих генетическую связь с родоначальной формой. Возможно, причиной этой особенности человека является специфический характер его эволюции, который мы уже обсуждали выше: наличие особой социальной среды и фонда материальной культуры, стоящих как бы

между людьми и внешним миром, позволяют человеку приспосабливаться к изменениям внешних условий, не меняя своих основных наследственных биологических характеристик.

Расы человека по происхождению соответствуют подвидам, т. е. крупным аллопатрическим популяциям, складывающимся в определенных, достаточно обширных областях видового ареала (в какой-то мере обособленных друг от друга) и приобретающим под контролем естественного отбора наследственные особенности, которые являются приспособительными к специфическим условиям занимаемой территории.

Некоторые отличительные особенности больших человеческих рас поддаются истолкованию как приспособительные признаки (Э. Майр, 1974). Так, темная окраска кожи у представителей негроидной и австралоидной рас, очевидно, является адаптацией к жизни в тропическом поясе, защищая организм от действия ультрафиолетового облучения. Точно так же курчавые волосы, образующие густую «шапку», предохраняют голову от перегрева, а характерные для южных рас пропорции тела с относительно коротким телом и длинными конечностями более благоприятны для увеличения теплоотдачи. Противоположный тип телосложения монголоидной расы позволяет, напротив, уменьшить теплоотдачу (за счет уменьшения отношения поверхности тела к его массе), что может иметь приспособительную ценность в условиях резко континентального климата Центральной Азии, с сильными морозами и ветрами в зимний период. Характерный узкий разрез глаз представителей монголоидной расы, прикрытых продольными складками верхних век, может быть, уменьшает риск засорения глаз пылевыми частицами при сильном ветре. Труднее указать приспособительный смысл основных характеристик европеоидной расы (светлая кожа, высокая переносица и длинный узкий нос, обильный третичный волосяной покров и др.). Возможно, некоторые из них (как и вообще многие внешние отличительные расовые признаки человека), не имея собственной приспособительной ценности, возникли коррелятивно (как результат плейотропного эффекта генов или взаимодействия разных морфогенетических систем в онтогенезе) при отборе каких-либо приспособительно важных, но менее заметных признаков (например, большей устойчивости к простудным заболеваниям или артритам, столь обычным во влажном и прохладном климате Европы) (Э. Майр, 1974).

Так или иначе, но многие из расовых отличий сами по себе, по-видимому, не имеют существенной адаптивной ценности. На этом основании некоторые ученые считают вероятным закрепление таких признаков в процессе расогенеза посредством дрейфа генов (т. е. на основе вероятностных процессов, ведущих при обособлении малых популяций к изменениям их генофонда без участия естественного отбора [1]). Однако против этого говорит указанное выше сохранение свободного скрещивания всех расовых группировок современного

[1] Более подробные сведения можно найти в любом из руководств по эволюционистике, указанных в списке литературы.

человечества, поскольку дрейф генов должен (будучи статистической закономерностью, действующей безотносительно к специфике эволюции человека) в каком-то проценте случаев обязательно приводить к генетической изоляции, делающей скрещивание разных популяций невозможным. Поэтому представляется более вероятным искать объяснения неприспособительного характера многих расовых признаков либо в явлениях коррелятивной изменчивости, либо в самой специфике эволюции человека, определяемой его трудовой деятельностью.

Выше мы уже отмечали, что, согласно теории полицентризма, современные большие расы возникли в результате длительной параллельной эволюции нескольких филетических стволов на разных материках: европеоидная — в Европе, негроидная — в Африке, монголоидная — в Центральной и Восточной Азии, австралоидная — в Австралии. Однако, если эволюция расовых комплексов и шла параллельно, она не могла быть независимой: древние проторасы должны были взаимодействовать друг с другом, скрещиваясь на периферіях ареалов и обмениваясь генетической информацией; в ряде районов сформировались промежуточные малые расы, характеризующиеся средним состоянием признаков. Так, промежуточное положение между европеоидной и монголоидной расами занимают южносибирская и уральская, между европеоидной и негроидной — эфиопская и т. д.

С позиций моноцентризма современные человеческие расы представляют собой относительно поздно (25 000—35 000 лет назад) сформировавшиеся группировки, обособившиеся в процессе расселения неоантропов из области их возникновения. Однако и сторонники моноцентризма допускают возможность скрещивания (хотя бы ограниченного) неоантропов во время их экспансии с вытесняемыми популяциями палеоантропов (как процесса интрогрессивной гибридизации), с проникновением некоторых аллелей последних в генофонды соответствующих популяций неоантропов, что также могло способствовать расовой дифференциации.

Существуют и своего рода компромиссные между моно- и полицентризмом концепции, допускающие расхождение филетических линий, ведущих к разным большим расам, на различных уровнях (стадиях) антропогенеза, например более близких друг к другу европеоидов и негроидов уже на стадии неоантропов (с первоначальным развитием их предкового ствола в западной части Старого Света), тогда как еще на стадии палеоантропов могла обособиться восточная ветвь (монголоиды, и, может быть, австралоиды [1]).

Во всяком случае, какую бы из этих концепций ни принимать, фактом остается биологическое единство современного человечества, будущее развитие которого (после ликвидации искусственных расовых барьеров, имеющих социальное происхождение), несомненно, должно привести к постепенному слиянию всех рас.

---

[1] В. П. Алексеев (1969) аргументирует возможность происхождения австралоидной расы в западном очаге расообразования от общего ствола с европеоидами и негроидами. Подробнее о расогенезе см. в его книге «В поисках предков» (М., 1972).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Завершая наш обзор эволюционной истории важнейших групп организмов, представляется целесообразным хотя бы вкратце остановиться на анализе причин, обусловливающих те или иные конкретные направления филогенетических преобразований.

Жизнь представляет собой форму существования сложных органических соединений — нуклеопротеидов, структурно организованных в виде биологических систем разного ранга. Структурными единицами живой материи являются интегрированные целостные системы — организмы. Сложность живых систем сама по себе повышает их уязвимость, снижает устойчивость перед лицом изменений внешней среды. Разрушению и гибели живых систем при неблагоприятных изменениях внешних условий противостоят два их важнейших свойства: 1) способность к саморегуляции (системный гомеостаз) и 2) способность к самовоспроизведению, основанная на свойствах молекул нуклеиновых кислот (редупликация) и ведущая к размножению систем данного класса.

Хотя механизм редупликации обеспечивает точную передачу наследственных признаков от родительского поколения к потомкам, при различных изменениях внешней среды неизбежно в каком-то проценте случаев должны возникать ошибки в работе этого механизма, ведущие к появлению новых наследственных признаков (или их новых состояний). Размножение живых систем вместе с возникновением их новых вариантов создает предпосылки для действия естественного отбора (сохранение, или выживание, тех вариантов систем, которые лучше соответствуют существующим условиям, и преимущественное воспроизведение таких систем). В изменяющейся внешней среде неизбежным результатом действия естественного отбора будет эволюционный процесс, т. е. наследственные изменения организмов, приспосабливающие их к новым условиям существования.

Таким образом, неизбежность эволюции организмов вытекает из основных свойств живой материи, будучи одновременно необходимым условием сохранения живых систем в изменяющейся среде. Можно сказать, что эволюция есть форма существования организмов во времени.

Поскольку наследственные изменения (мутации) сами по себе не являются приспособительными и их фенотипический эффект имеет случайный характер по отношению к происходящим изменениям внешних условий, единственной творческой силой эволюции является естественный отбор, формирующий из многих мелких мутаций приспособления (адаптации) и направляющий эволюционные изменения в определенные русла.

Уже создатель теории естественного отбора Ч. Дарвин отметил, что в самом естественном отборе не заключено никаких особых предпосылок для направления эволюции непременно по пути усложнения организации, т. е. по пути морфофизиологического прогресса. Непосредственным результатом действия естественного отбора является

лишь совершенствование данного вида организмов по отношению к условиям его существования, посредством развития соответствующих адаптаций.

Как было показано А. Н. Северцовым, успех данной группы организмов в борьбе за существование, т. е. биологический прогресс этой группы, может быть достигнут разными путями: 1) посредством морфофизиологического прогресса; 2) посредством морфофизиологического регресса; 3) посредством частных приспособлений (идиоадаптаций), не сказывающихся на общем уровне организации. «Выбор» данной группой того или другого из этих основных направлений эволюционных преобразований определяется прежде всего спецификой ее образа жизни. Так, морфофизиологическому регрессу, как правило, подвергается организация тех групп организмов, которые от активного образа жизни переходят к неподвижному, прикрепленному, или же к эндопаразитизму. Однако очень большое количество эволюционных стволов, особенно среди царства животных, на протяжении длительных промежутков времени проявили тенденцию в целом изменяться в направлении морфофизиологического прогресса (с усложнением организации), критериями которого являются: 1) повышение степени дифференциации частей организма; 2) интенсификация функций органов; 3) повышение уровня интеграции организма; 4) повышение независимости внутренней среды организма от внешних условий (т. е. совершенствование гомеостаза биологических систем). Широкое распространение этого направления филогенетических преобразований в истории развития жизни на Земле, которое привело к длительному процессу постепенного усложнения организации в целом ряде эволюционных стволов, связано с теми преимуществами в борьбе за существование, которые обеспечиваются дифференциацией, интеграцией и другими указанными изменениями. Преимущества эволюции по пути морфофизиологического прогресса проявляются особенно ярко при активном образе жизни (свободная подвижность, активное питание), характерном для большинства групп животных на протяжении более полумиллиарда лет их истории.

Отметим при этом, что некоторые филетические линии на длительное время как бы останавливались в своем эволюционном развитии, оставаясь фенотипически почти неизменными (консервативными) в течение многих миллионов поколений и лет (род брахиопод Lingula — с девона; роды двустворчатых моллюсков Nucula, Leda, Modiolus, Ostrea, Lima, Pteria — с карбона и т. п.). Подобные случаи являются результатом высокой приспособленности, уже давно достигнутой указанными формами, к определенным условиям внешней среды, которые оставались неизменными на протяжении соответствующего времени. В таких ситуациях на популяции организмов данного вида действует так называемая стабилизирующая форма естественного отбора, благоприятствующая сохранению прежнего фенотипа и действующая против появления новых его вариаций. Однако, как было показано И. И. Шмальгаузеном, и при действии стабилизирующего отбора происходят определенные изменения видов организмов, а

именно накопление в их генофондах[1] новых мутаций, фенотипический эффект которых подавляется действием особых генов-модификаторов и канализацией процессов морфогенеза. Таким образом, нельзя утверждать, что существующие ныне виды организмов, сохранившие внешнее (фенотипическое) сходство со своими далекими предками, представляют собой в полном смысле те же самые формы: генетически они обязательно отличаются от своих предков, и онтогенез их должен протекать несколько иначе.

Две другие формы естественного отбора (направленный, или движущий, и разрывающий, или дизруптивный), воздействуя на популяции организмов, приводят к изменениям их фенотипического облика. Направленный отбор благоприятствует какому-то одному направлению изменчивости, обусловливая постепенное (от поколения к поколению) изменение генофонда и преобладающих фенотипов во всей данной популяции (филетическая эволюция), преобразования которой во времени дают единственную филетическую линию. При разрывающем отборе условия благоприятствуют двум или нескольким различным направлениям изменчивости; эта форма отбора действует против среднего, промежуточного состояния признаков и приводит к распадению исходной популяции на две или несколько обособленных, с возникновением независимых филетических линий, т. е. нескольких биологических видов (видообразование, по Д. Г. Симпсону).

Изменения генофондов популяций, происходящие под воздействием естественного отбора и приводящие к появлению новых видов, представляют собой так называемые микроэволюционные процессы. Микрозволюционные изменения, накапливаясь со временем, выражаются в более крупных, макрозволюционных сдвигах (формирование новых крупных таксонов, новых уровней организации). В далекой исторической перспективе, которую представляет палеонтологическая летопись, заметны лишь макроэволюционные преобразования, рассмотрению которых и была посвящена настоящая книга. Общие тенденции и закономерности филогенеза крупных таксономических групп заметны только на уровне макроэволюции[2].

«Выбор» данной группой организмов того или иного конкретного пути эволюционных преобразований не случаен. Говоря в самой общей форме, он обусловлен (по М. С. Гилярову, 1970, 1971, 1975), с одной стороны, общими принципами функционирования организмов на всех стадиях онтогенеза, с другой же — конкретными условиями среды, к существованию в которых приспосабливается данная группа. И те и другие ограничивают возможности эволюционных изменений конкретных форм организмов, как бы направляя их в определенные русла (так называемая канализация путей филогенеза). В этом плане говорят об ограничениях или запретах в эволюционном процессе.

[1] Под генофондом популяции понимается совокупность геномов (полных наборов наследственной информации) всех составляющих ее особей.

[2] Подробнее см. в книге: Иорданский Н. Н. Основы теории эволюции. М., 1979.

Совершенно очевидно, что общий характер адаптаций данного вида должен соответствовать определенным особенностям среды его обитания и образу жизни, т. е. конкретным формам использования ресурсов среды (экологические ограничительные факторы, по классификации В. Е. Райфа, 1975).

Однако «выбор» данным видом определенных среды обитания и образа жизни тоже не случаен и определяется, в свою очередь, сложившимися в ходе предшествовавшей эволюции особенностями строения, физиологии, поведения и другими наследственными характеристиками вида, а также широтой нормы реакции его генотипов. Все эти ограничительные факторы Райф обозначил как исторические. Исторические ограничительные факторы канализируют филогенез данной группы как косвенно (определяя выбор возможной среды обитания и образа жизни), так и непосредственно.

Всякий конкретный генотип (и, следовательно, генофонд популяции или вида в целом) характеризуется определенным спектром изменчивости, под которым понимается весь набор возможных мутаций (каждый тип которых появляется с определенной частотой). Некоторые мутации для данного генотипа оказываются «запрещенными», т. е. принципиально невозможными из-за отсутствия необходимых предпосылок в самом генетическом коде [1]. На этом основаны генетические запреты в филогенезе. С другой стороны, «разрешенные» мутации регулярно возникают в генофонде данного вида, причем тенденция к появлению сходных (гомологичных) мутаций сохраняется и в генофондах близко родственных видов организмов (закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова). Возникновение гомологичных мутаций у близких видов является генетической основой для параллельной эволюции близких филетических линий, неоднократно упоминавшейся выше при рассмотрении филогенеза различных групп организмов.

Возможности эволюционных преобразований ограничиваются и на уровне процессов морфогенеза (онтогенетические запреты). Мутации, которые сами по себе (т. е. на уровне клетки) возможны, во многих случаях ведут к таким нарушениям работы определенных морфогенетических систем или же координации деятельности разных систем, которые приводят организм к гибели на той или иной стадии индивидуального развития.

Наконец, даже при возможности появления соответствующих мутаций и изменений морфогенеза, некоторые перестройки фенотипа (даже обладающие сами по себе приспособительной ценностью) не могут быть реализованы в филогенезе из-за их несоответствия конкретной морфофизиологической основе организма. Соответственно, эта категория исторических эволюционных запретов и ограничений может быть названа морфофизиологической. Существует несколько форм морфофизиологических эволюционных запретов. Первая из них

[1] Подробнее см. в книге: Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969.

включает ограничения, которые обусловлены необходимостью гармонических перестроек систем организма, интегрированных функционально или топографически. Эта форма проявляется в филогенезе в виде топографических и динамических координаций [1] (т. е. филогенетических корреляций) между различными структурами. Соответственно, такие морфофизиологические ограничения можно назвать координационными. Координационные ограничения запрещают, например, усиление данной группы мышц без соответствующего усиления скелетных структур и некоторых других мышечных групп, поскольку это сделало бы согласованную работу скелетно-мышечной системы механически несовершенной.

Другая форма морфофизиологических ограничений является следствием развития определенных приспособлений и потому названа нами адаптивной. Нередко самые успешные приспособления, способствовавшие биологическому прогрессу данной группы организмов, оказываются источником для возникновения подобных эволюционных запретов. Так, одним из важнейших эволюционных достижений насекомых является усовершенствование трахейной системы, открывшее широкие возможности для освоения открытых местообитаний в условиях дефицита влаги в воздухе (М. С. Гиляров, 1971). Кроме того, развитие максимально разветвленной системы трахейных стволиков, пронизывающей все тело насекомого, позволяет значительно интенсифицировать газообмен вплоть до достижения временной гомойотермии во время полета у некоторых видов. Вместе с тем такая дыхательная система накладывает существенные ограничения на эволюционные возможности насекомых. Крайняя разветвленность трахей делает ненужным участие кровеносной системы в газообмене, последняя в значительной степени редуцируется. При такой организации дыхательной и транспортной систем снабжение массивных органов оказывается затрудненным, что ограничивает возможности увеличения тела насекомых (В. Н. Беклемишев, 1952). Таким образом, эволюционный запрет на увеличение размеров тела у насекомых явился следствием специфического распределительного аппарата этой группы. Вспомним, что насекомые в карбоне пытались конкурировать с позвоночными в экологических нишах крупных форм, но и тогда самые большие стрекозы не превышали в размахе крыльев 1 м, а самые крупные современные виды достигают в длину лишь 13—15 см.

Наконец, особая форма морфофизиологических ограничений возникает в результате инадаптивной эволюции (см. главу 5), такие эволюционные запреты можно соответственно назвать инадаптивными.

Иногда морфофизиологические эволюционные запреты связаны с особенностями строения и функционирования какой-либо одной («запрещающей», или лимитирующей) системы органов, которая оказывается на данном этапе филогенеза своего рода «узким местом», ограничивающим возможности эволюционных преобразований мно-

[1] Подробнее см. в книге: Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969.

гих других систем органов. В некоторых филетических линиях соответствующие морфофизиологические запреты могут быть раньше или позже сняты в результате постепенных преобразований «запрещающей» системы. Тогда многочисленные и разнообразные изменения, прежде блокированные состоянием этой системы (но бывшие и прежде возможными в генетическом и морфогенетическом аспектах), сразу становятся осуществимыми. Это создает основу для крупных эволюционных сдвигов. Последние благодаря высокой адаптивной ценности ставших возможными («разрешенных») изменений, происходят в относительно краткие сроки, что может создать впечатление «скачкообразного» возникновения нового уровня организации.

Подобные случаи преодоления морфофизиологических запретов соответствуют ключевым ароморфозам (Н. Н. Иорданский, 1977, 1979), под которыми понимаются такие изменения организации, которые не только сами по себе имеют важное значение для организма, но также существенно изменяют взаимодействие его систем, открывая новые возможности функционирования и эволюционных перестроек различных органов. Ключевой ароморфоз играет роль своеобразного эволюционного спускового механизма: снимая морфофизиологические запреты с целого ряда важных преобразований различных систем органов, он способствует значительному ускорению темпов макроэволюции.

В эволюции предков амниот ключевым ароморфозом было, вероятно, развитие эффективного механизма вентиляции легких посредством изменений объема грудной полости, связанного с формированием грудной клетки. Это важнейшее достижение позволило амниотам решить целый ряд морфофизиологических проблем, сняв многие эволюционные ограничения, характеризующие организацию земноводных (см. главу 3).

Помимо разного рода эволюционных запретов и ограничений, канализация процессов филогенеза достигается также «от противного» благодаря наличию тех или иных преадаптаций, т. е. конкретных предпосылок в организации данной группы живых существ, возникших в ходе ее предшествовавшей эволюции и позволяющих определенному органу принять новую функцию или биологическому виду начать освоение новой среды обитания. Так, преадаптацией для появления вторичного челюстного сустава у предков млекопитающих был процесс разрастания задней части зубной кости нижней челюсти, связанный с усовершенствованием работы челюстных мышц при жевании (см. главу 4). У предков челюстноротых позвоночных расчленение жаберных дуг на подвижные элементы, управляемые мышцами, в процессе совершенствования механизма вентиляции жабр явилось преадаптацией для возникновения челюстей (см. главу 3). Для начала освоения суши как среды обитания был необходим комплекс преадаптаций (органы воздушного дыхания, приспособления для передвижения по субстрату и др.), сформировавшийся в водной среде в процессе развития адаптаций кистеперых рыб к их специфическому образу жизни (см. главу 3).

В сущности, отсутствие необходимых преадаптаций также можно рассматривать как форму эволюционных запретов (иной, чем у челюстноротых, путь интенсификации работы жаберного насоса, с объединением цельных жаберных дуг в единую решетку, у предков бесчелюстных позвоночных не создал никаких преадаптаций для развития челюстей, и приспособление к активному хищничеству оказалось для этих животных невозможным, что во многом определило их эволюционную судьбу).

Очевидно, что для наиболее близко родственных филетических линий все названные категории исторических эволюционных запретов и ограничений (генетические, онтогенетические, разные формы морфофизиологических), так же как и возникающие преадаптации, оказываются во многом сходными (поскольку представители близких форм организмов сохраняют гомологичные гены, морфогенетические системы и особенности фенотипа). Неизбежным следствием этого должно быть широкое распространение параллельной эволюции близких видов (многочисленные примеры которой приводились выше).

Итак, хотя эволюция организмов основывается на вероятностном процессе—естественном отборе, оперирующем на материале многочисленных ненаправленных мутаций («случайных» по отношению к происходящим изменениям условий), в связи с наличием разнообразных систем запретов и ограничений проявления случайности в эволюционном процессе заключаются в определенные рамки. Иными словами, филогенез канализируется, т. е. направляется в соответствующие русла, число которых, разумеется, вообще чрезвычайно велико, но для каждой конкретной группы живых существ выбор возможных путей дальнейших эволюционных преобразований ограничен. Следствием этого является в известной степени закономерный характер филогенетических изменений, обнаруживающийся в целом ряде известных законов (или правил) макроэволюции (дифференциация и интеграция, правило неспециализированного предка, закон необратимости эволюции и др.), а также в закономерном повторении в ходе филогенеза самых различных групп организмов некоторых основных тенденций (эволюция по пути морфофизиологического прогресса, параллельная эволюция родственных филетических линий, конвергентная эволюция неродственных групп, длительное совершенствование определенных адаптаций в филогенезе и т. п.).

При всем колоссальном разнообразии форм жизни прошлого и настоящего возникновение каждой из них было причинно обусловлено и в известном смысле закономерно. Можно надеяться, что дальнейшее развитие науки позволит не только объяснить настоящее через анализ прошлого, но также, постигая закономерности эволюционного процесса и анализируя все уровни организации живых систем, в какой-то степени предсказывать их будущее (в смысле оценки эволюционных возможностей конкретных групп организмов при определенных изменениях условий их существования).

СПИСОК ОСНОВНОЙ ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Абель О. Основы палеонтологии. М.— Л., 1926.

Алексеев В. П. Палеоантропология земного шара и формирование человеческих рас. Палеолит. М., 1978.

Аугуста И., Буриан З. По путям развития жизни. Прага, 1959.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд. М., 1964.

Беркнер Л., Маршалл Л. Кислород и эволюция.— В кн.: Земля и вселенная. М., 1966, № 4.

Бернал Д. Возникновение жизни. М., 1969.

Борисяк А. А. Из истории палеонтологии (идея эволюции). М.— Л., 1926.

Брукс М. Климаты прошлого. М., 1952.

Варсанофьева В. А. Развитие жизни на Земле. М., 1948.

Вегенер А. Возникновение материков и океанов. М., 1925.

Вологдин А. Г. Земля и жизнь. 2-е изд. М., 1976.

Воробьева Э. И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб.— Труды Палеонтологического ин-та АН СССР, т. 163. М., 1977.

Геккер Р. Ф. Введение в палеоэкологию. М., 1957.

Геохронология СССР в 3-х т. Л., 1973—1974.

Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М., 1971.

Голенкин М. И. Победители в борьбе за существование. 3-е изд. М., 1959.

Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М., 1948.

Джоплин Д. А., Ричардс Д. Р., Джоплин К. А. Определение возраста пород. М., 1976.

Друщиц В. В. Палеонтология беспозвоночных. М., 1974.

Друщиц В. В., Обручева О. П. Палеонтология. М., 1971.

Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись.— Труды Палеонтологического ин-та АН СССР. М.—Л., 1950, т. 24.

Иванов А. В. Происхождение многоклеточных. Л., 1968.

Иорданский Н. Н. Основы теории эволюции. М., 1979.

Кальвин М. Химическая эволюция. Молекулярная эволюция, ведущая к возникновению живых систем на Земле и на других планетах. М., 1971.

Ковалевский В. О. Собрание научных трудов в 3-х т. М., 1960.

Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М., 1977.

Криштофович А. Н. Палеоботаника. 4-е изд. Л., 1957.

Крылов И. Н. На заре жизни. М., 1972.

Крылов И. Н., Васина Р. А. Древнейшие следы жизни на Земле.— В кн.: Итоги науки и техники. Стратиграфия, палеонтология. М., 1975, т. 6.

Кузнецов С. С. Историческая геология. М., 1962.

Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М., 1955.

Марков К. К. Палеогеография. М., 1960.

Маслов М. П. Историческая геология с элементами палеонтологии. М., 1968.

Мейен С. В. Из истории растительных династий. М., 1971.

Методика палеонтологических исследований /Под ред. Б. Каммела и Д. Раупа. М., 1973.
Монин А. С. История Земли. Л., 1977.
Немков Г. И., Муратов М. В., Гречишникова И. А. и др. Историческая геология. М., 1974.
Нестурх М. Ф. Происхождение человека. М., 1958.
Новая глобальная тектоника (тектоника плит). М., 1974.
Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. 3-е изд. М., 1957.
Опарин А. И. Возникновение и начальное развитие жизни. М., 1966.
Орлов Ю. А. В мире древних животных (очерки по палеонтологии позвоночных). 2-е изд. М., 1968.
Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР в 15-ти т. /Под ред. Ю. А. Орлова. М., 1958.
Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М., 1924.
Палеонтология беспозвоночных /Под ред. В. В. Друщица, Г. Г. Астровой, Р. Л. Мерклина и В. Н. Шиманского. М., 1962.
Рауп Д., Стэнли С. Основы палеонтологии. М., 1974.
Рогинский Я. Я. Проблемы антропогенеза. 2-е изд. М., 1977.
Рогинский Я. Я., Левин М. Г. Основы антропологии. М., 1955.
Ромер А. Ш. Палеонтология позвоночных. М., 1939.
Руттен М. Происхождение жизни. М., 1973.
Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.— Л., 1939.
Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. 3-е изд. М., 1967.
Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948.
Соколов Б. С. Органический мир Земли на пути к фанерозойской дифференциации. М., 1975.
Страхов Н. М. Основы исторической геологии в 2-х ч. М., 1948.
Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М., 1976.
Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. М., 1970.
Трофимов Б. А. Жизнь в глубинах веков. М., 1957.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969.
Урысон М. И. Некоторые проблемы антропогенеза в свете новых палеоантропологических открытий.— В кн.: Итоги науки и техники. Антропология, 1969. ВИНИТИ АН СССР. М., 1970.
Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., 1966.
Флеров К. К., Трофимов Б. А., Яновская Н. М. История фауны млекопитающих в четвертичном периоде. М., 1955.
Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. М., 1975.
Шишкин М. А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М., 1973.
Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М., 1964.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. 2-е изд. Л., 1969.
Янин Б. Т. Малый определитель по ископаемым беспозвоночным. М., 1971.

Colbert E. H. Evolution of the Vertebrates. New York, 1955.
Colbert E. H. Wandering lands and animals. London, 1974.
Gothan W., Weyland H. Lehrbuch der Paläobotanik. 3. Aufl. Berlin, 1973.
Jarvik E. Théories de l'evolution des Vertébrés. Paris, 1960.
Hadži J. The evolution of the Metazoa. Oxford, 1963.
Huene F., von. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena, 1956.
Krumbiegel G., Walther H. Fossilien. Sammeln, Präparieren, Bestimmen, Auswerten. Leipzig, 1977.
Margulis L. Origin of eukaryotic cells. New Haven, 1970.
Müller A. H. Lehrbuch der Paläozoologie. B. 1—3. Jena, 1957—1970.
Olson E. C. The evolution of life. London, 1965.
Olson E. C. Vertebrate paleozoology. New York, 1971.
Romer A. S. The vertebrate story. 4th ed. Chicago, 1959.
Romer A. S. Vertebrate paleontology. 3rd ed. Chicago, 1966.
Shrock G. G., Twenhofel W. H. Principles of invertebrate paleontology. 2nd ed. New York, 1953.
Simpson G. G. The major features of evolution. 3rd ed. New York, 1961.
Tasch P. Paleobiology of the invertebrates. Data retrieval from the fossil record. New York, 1973.
Thenius E., Hofer H. Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin, 1960.
Traité de paléontologie (dir. J. Piveteau). T. 1—7. Paris, 1952—1959.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Иорданский Николай Николаевич

РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

ИБ № 4367

Редактор В. И. Полетаева
Оформление художников
Б. Н. Юдкина, М. А. Александровой
Художественный редактор В. Г. Ежков
Технический редактор Н. А. Биркина
Корректор Т. А. Кузнецова

Сдано в набор 28.08.79. Подписано к печати 02.03.80. А 06903. 60×90[1]/16. Бум. типогр. № 2. Гарнит. обыкн. Печать высокая. Усл. печ. л. 12. Уч.-изд. л. 12,69. Тираж 60 000 экз. Заказ 2552. Цена 50 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Просвещение» Государственного комитета РСФСР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
Москва, 3-й проезд Марьиной рощи, 41.

Полиграфкомбинат им. Я. Коласа Госкомиздата БССР. 220827, Минск, ул. Красная, 23.

50 к.